



TITLE:

水稻穎花数における遺伝的・環境
的変異の成立機構に関する研究(
Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

小林, 和広

CITATION:

小林, 和広. 水稻穎花数における遺伝的・環境的変異の成立機構に関する研究. 京都大学, 2001, 博士(農学)

ISSUE DATE:

2001-03-23

URL:

<https://doi.org/10.11501/3183614>

RIGHT:

水稻穎花数における遺傳的・環境的變異の
成立機構に関する研究

小 林 和 広

水稻穎花数における遺伝的・環境的変異の成立機構に関する研究

目次

要旨	1
緒言	3
第1章 穎花分化の品種間差異の形態学的解析	8
第1節 中国地方の在来種を含めた主要品種の穂の構造の解析	9
第2節 タカナリ, New Plant Typeの穂の構造の解析	21
第3節 摘要	26
第2章 頂端分裂組織と1穂穎花数の関係	28
第1節 栄養生長期の環境条件を異にした頂端分裂組織の大きさと1穂穎花数の関係の解析	29
第2節 頂端分裂組織の基部直径の品種間差異と1穂穎花数の関係	42
第3節 2次枝梗の分化に関する幼穂の組織学的な解析	47
第4節 摘要	51
第3章 幼穂形成期の体内窒素が水稻の面積当たり分化穎花数に及ぼす影響の解析	52
第1節 幼穂形成期の体内窒素と分化穎花数の関係	53
第2節 幼穂形成期の体内窒素と穎花数構成要素の関係の解析	61
第3節 栽植密度が穂数と1穂分化穎花数の関係に及ぼす影響	68
第4節 摘要	76
第4章 穎花の分化・退化に及ぼす非構造的炭水化物の役割	78
第1節 分化穎花数に及ぼす非構造的炭水化物の影響	79
第2節 退化穎花数に及ぼす非構造的炭水化物の影響	86
第3節 摘要	91
第5章 総合考察	93
引用文献	101
英文要旨	110
本論文に関する公表済文献	114

水稻の面積当たり穎花数は収量の上限を規定する要素であり、さらなる多収に向けて、その効率的な増大が求められている。日本の西南暖地では保有窒素(N)当たりの穎花数が寒地と比較して少ないことが穎花数を制限していると考えられてきた。従来、多げつ性品種を用いて穂数を増やす栽培法で穎花数を確保してきたが、このようなNに関わる低い穎花数生産効率を克服するために、近年タカナリ、国際イネ研究所で開発されつつあるNew Plant Type(NPT)など1穂穎花数の多い品種による穎花数の確保が注目されている。そこで本論文の前半では1穂当たり分化穎花数の品種間差異をもたらす要因に注目し、1穂穎花数の多い品種について穂の構造、形態から穎花数を増大させた要素を解明しようとした。後半では、実際の面積当たりの穎花数は同一品種でも環境条件の影響を受けて大きく変動し、おそらくNや炭水化物を通して決められることから、形態的要素と生理的要素を関連づけることによって、栽培的な観点から穎花数がどのように決定されるのかを明らかにしようとした。

第1章では1穂穎花数の多い品種であるNPTやタカナリを含む多数の品種と系統を供試した圃場実験を行い、1穂に着生する分化1次枝梗数、分化2次枝梗数および穎花数を調査し、その穂の構造の特徴を解析した。その結果、1穂当たりの分化1次枝梗数(スケール要素)と分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数(高次分枝要素)の2つが穂の構造の品種的特性を代表し、独立的な変異を示すことがわかった。スケール要素は穂の大きさの指標と見られ、2次枝梗が分化できる節数の増加によって間接的に2次枝梗数を増加させる要素であり、供試品種間では到穂日数と関連が深かった。高次分枝要素は穂の分枝構造に関与し、各節の2次枝梗の分化そのものを増加させる要素であった。供試品種を分類すると、NPT系統のグループではスケール要素が、そしてアケノホシ、IR72、密陽23号のグループでは高次分枝要素が、主として1穂当たりの分化穎花数を増加させており、この2つのグループでは分枝構造形成のメカニズムが違う可能性が示された。

第2章では主に1穂穎花数の多い品種であるアケノホシを材料として、穂の構造に係わる2つの要素と、幼穂が分化するときの頂端分裂組織(AD)の大きさおよび形態学的構造との関連を調査した。短日処理によって栄養生長期の長さを変えた場合、あるいは栄養生長期のN処理によって茎葉の生育を促した場合、穂首分化期のADの大きさと分化1次枝梗数(スケール要素)には正の相関関係がみられた。このことから到穂日数と関係の深かったスケール要素は、栄養生長期の長さや栄養状態を反映しており、穂首分化期のADの大きさを介して決定されるとみられた。一方、高次分枝要素はADの大きさあるいは形態学的構造(tunica-corporis structure)との関連性が認められなかった。

第3章では栽培的に穎花数を制御する最も重要な方法であるN施肥法と栽植密度の2点から面

積当たり穎花数の成立過程を、1穂穎花数を決定するスケール要素、高次分枝要素に加えて、圃場条件で重要な2つの要素(面積当たり穂数と穎花退化率)を加えた4つの穎花数構成要素から解析した。栽植密度を変えない条件下で得られた1988～1995年までのN施肥、地点、作期の異なる日本晴を用いた実験の場合、面積当たり穂数およびスケール要素は穎花分化始期のシュートN保有量(NA)と、高次分枝要素は穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分(ΔNC)とそれぞれ密接に関係していることがわかった。その結果、面積当たり分化穎花数はNAと ΔNC の2つのNに関する要因に基づいて高い精度で説明できた($R^2=0.917$)。穎花退化率はNとそれほど強い関係にはなかった。次にN施肥だけでなく、栽植密度も変えた場合、面積当たり分化穎花数と出穂期における最終穎花数はともに密植で増加した。密植の効果は穂首分化期のN追肥が多いほど顕著だった。密植は穂数を増加させる一方で、スケール要素を減少させたが、高次分枝要素と穎花退化率にはほとんど影響を与えなかった。さらに栽植密度は高次分枝要素と ΔNC との関係に影響を与えなかった。

第3章において穎花の退化はNでは説明できなかったが、これまでの研究からそれには非構造性炭水化物(NSC)の関与が示唆されているので、第4章では面積当たり穎花数に及ぼすNSCの影響を解析した。コシヒカリと日本晴の2品種について、分化穎花数の決定に重要である穂首分化期から穎花分化始期までの期間、および退化穎花数の決定に重要である減数分裂期を中心とした生殖生長期中期の2つの期間に、3段階の遮光処理と1段階の間引き処理を行い、茎葉のNSCと分化穎花数および退化穎花数との関係の定量的解析を行った。分化穎花数はNSCにほとんど影響されないことが示された。一方、穎花の退化については分化穎花当たり利用可能なNSC量と穎花退化率の間には両品種を通して、高い負の相関関係が認められた。このことから、穎花の退化には分化穎花間の同化産物の競合が関与し、それぞれの穎花当たりの利用可能なNSC量が穎花退化率を決定することが示唆された。穎花退化率には穂の構造(スケール要素と高次分枝要素)はほとんど関与しなかった。

面積当たり穎花数の遺伝的、環境的変異は、穂数、スケール要素、高次分枝要素、穎花退化率の4つの構成要素の変異を通じて成立することがわかった。暖地水稻における低い穎花生産効率は、穂首分化期から穎花分化始期までのN含有率の低下による高次分枝要素の減少によることを指摘した。さらに4つの穎花数構成要素は育種的にも栽培的にも独立して制御できる可能性が示された。4つの要素のうち、スケール要素はADの基部直径を介して早晩性、栄養生長期の窒素栄養、栽植密度などに支配され、高次分枝要素は穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分に支配されていることが推察された。さらに早生で多収の品種を育成するためには栄養生長期の長さスケール要素の関係を打破しなければならないことを指摘し、そのような品種像および穎花生産効率の高い水稻栽培について考察を加えた。

緒言

2050年には世界の人口は100億に達する(Evans 1999)と想定されており、食糧生産のさらなる増大は人類に課せられた大きな課題である。その一方で地球温暖化や水質汚染などの環境問題も深刻であり、環境に調和した作物生産が望まれるが、両者の両立はきわめて難しい課題であることは間違いない。実際、1950年代以来、食糧生産そのものの増加速度は人口増加速度を上回ってきたので、農産物の価格は近年低下している一方、農産物を生産するための隠れた社会的なコスト、例えば環境汚染などによるコストは増加していると見積もられている(Dailyら 1998)。環境問題からも窒素(N)施肥効率の向上とN施肥の節減が要望され、綱島(1996)は戦後の日本における水田農業が多肥・多農薬となった側面に注目し、物質の循環、環境保全の面から今後、水稻のN吸収効率を高め、低投入稲作を進めていく必要を述べている。しかしながら、人口増加にはなかなか歯止めのかからない一方で、食糧生産は停滞し始めていると考えられる(Sinclair 1999)。特に人口稠密地帯である東・東南・南アジアの主食である水稻の収量は停滞し始めていると考えられる。

熱帯や日本の西南暖地で収量が停滞している原因の1つに面積当たり穎花数の不足が挙げられる(村山 1982, YoshidaとParao 1976, 武田ら 1984, 玖村 1990)。武田ら(1984)は暖地で明治以降栽培されてきた主要な11品種を比較し、暖地の短稈穂数型品種では短稈化にともない1穂穎花数が減少したためにシンク量が不足していることが収量停滞の要因であることを明らかにしている。さらに玖村(1990)は東北における速水(1983)、関東における丸山ら(1988)の研究を例に引き、通常の施肥水準では穎花数は育種的には増大してこなかったことを示した。このようにとりわけ暖地水稻においては穎花数が不足しているが、その一因として稲体のN保有量からみた穎花生産効率が東北・北海道よりも低いことが挙げられる(Murayama 1969)。暖地での穎花生産効率の低い原因の解明には、穎花が分化し発達していく生殖生長期において、稲体のN栄養状態が幼穂枝梗および穎花の分化、発達および退化に及ぼす影響を環境やN以外の稲体要因も交えて解析する必要がある。

水稻の穎花数は収量制限要因であると同時に、N施肥効率を向上させる上でも重要な要因である。穎花数が穎花分化終期までに吸収したN量だけで決まる(和田 1969, 松島 1990)のであれば、N施肥効率を向上する上で穎花生産効率の向上による寄与はほとんどないと考えられる。しかし、N施肥の時期を変え、穂首分化期頃にNを与えると同じ施肥量でも穎花数を増やすことは可能であるという主張もみられる(橋川 1996)。

このような昨今の稲作事情の中で際だつ出来事として、最近の多収品種(タカナリ、ハイブリッドライス、NPT)は1穂穎花数を著しく増加させ、無効分げつを減らすことによってその高いシ

ンク容量を実現していることが挙げられる(姚ら 2000, 石川ら1999). このような品種はより高い収穫指数を持ち, そのことが多収の最大の要因と見られている(Khush 1997). 日本での従来の多収品種は多げつ型の短稈穂数型品種であり, タカナリ, NPTはそれとずいぶん違う形で多収を実現しようとしている. さらにこのような1穂穎花数の多い多収品種は灌漑, 除草, 病虫害防除が十分な条件であれば, N利用効率がよく, むしろ低投入稲作に向いているという報告もみられる(Hasegawa 1998). このように穎花数の増大は多収に貢献し, 穎花数の適切な制御はN施肥を適正にする可能性があるため, 環境問題の解決にいくらかの寄与が期待できる. どちらにしても穎花数の成立過程を定量的に明らかにしていくことが重要である. 本研究ではまず第一に水稻の収量(Senanayakeら 1996)とN施肥効率(村山 1982)を最も大きく左右すると考えられる面積当たり穎花数がどのようにして決まるかをいくつかの実験によって解明しようとした.

さらにN栄養だけでは穎花数成立過程は十分には説明できないと考えられる. N栄養は分化穎花数と密接な関係にあるが, 退化穎花数は遮光, 剪葉などで増加する(松島 1957)ため, 炭水化物や乾物生産との関連が示唆されている(和田 1969). 通常栽培条件下では分化穎花数と退化穎花数には高い正の相関関係がある(松島 1957, 和田 1969)ので, 分枝穎花数は分化穎花数と密接な関係にあるN栄養でほぼ説明される(和田 1969). しかし, 1穂穎花数の多い多収性品種では穎花退化率が高くなっており(姚ら 2000), また, 秋落水稻では退化穎花数が多いことも報告されている(嵐 1960)ので, 穎花の退化を抑制することは穎花数増大に寄与するのみならず, N施肥効率や穎花生産効率を向上させる可能性も考えられる.

水稻の面積当たり穎花数を増やしてもそれが十分に登熟しなければ多収にはならない. 穎花数が多く, 登熟力も高い品種として知られるタカナリ, 南京11号は穂の構造にも特色が見られ, 穂の上部に着生する穎花が多い(平岡ら 1992, 橋本ら 1984). このような着粒構造(穂型)は幼穂が分化し, 發育していく過程において, 枝梗や穎花の分化, さらに維管束系の発達などに関連づけられる(清水・武岡 1967, 武岡 1977). さらに幼穂が分化, 發育していく頂端分裂組織(AD)は1穂穎花数や穂の分枝構造と何らかの関係があることも示唆されている(福嶌 1999). 本研究では1穂穎花数の成立に関与する幼穂の形態的特徴をNや乾物生産と絡めて解析した. さらに穂や穂型を分析することで, 1穂穎花数の多い品種の中にも1次枝梗が多いもの, 穂の上部に穎花が多く着生するものもあることを認め, 形態学的な側面からも穎花数の成立過程を解明することを志した.

以上の背景から本研究では水稻の穎花数に関する問題点のうち大きく3つの側面に絞って, 実験を行い, 穎花数の成立機構を明らかにしようとした. その第1は, 穎花数には大きな品種間差異が認められるが, それが生じる機構についての主に形態学的な側面からの解明であり, 本論文の第1, 2章がそれに相当する. 第2は, N栄養からみた暖地水稻の低い穎花数生産効率に関与

する、生殖生長期のN栄養面からの解析に基づく穎花生産に及ぼすN栄養の影響の解明であり、本論文の第3章がそれに相当する。第3は、近年の穂重型の品種に認められる多量の穎花の退化に着目した、穎花の退化の機構の解明であり、本論文の第3、4章がそれに相当する。

本論文は以上のような目的、視点および方法に沿って構成されている。以下、本論文の構成について簡単に述べる。本論文を大きく分けると1穂穎花数の品種間差異を形態学的に明らかにしようとした前半部分(第1、2章)、環境条件と面積当たり穎花数の関係を同一品種(日本晴)で解析した後半部分(第3、4章)に分かれる。後半では前半で明らかになった1穂穎花数を構成する形態的な要素と結びつけて面積当たり穎花数の成立過程を明らかにしようとした。

第1章では穂の分枝構造の形態学的な解析の結果を述べた。近年育成されている多収性品種はいずれも1穂穎花数を拡大してシンクサイズを確保しているが、登熟に劣るものが多くみられる。しかしタカナリはの中では登熟力も優れた品種として知られ、その高い登熟力は穂の構造とも関連しているという指摘がある。第1章ではただ単に1穂穎花数の多い品種を育成するだけでなく、分化1次枝梗数と分化2次枝梗数の比率の制御や、登熟に有利な穂軸上位節に穎花の多くを着生させることが遺伝的に可能か否かを多数の品種について穂の着粒構造(穂型)や1次枝梗・2次枝梗数を解析することによって探索した。

第2章では穂が分化、発達する生殖生長期の頂端分裂組織(AD)についてその構造と大きさの形態学的調査結果をもとにADと1穂穎花数の関係を論じた。面積当たり穎花数の品種間差異の大部分は1穂穎花数の違いで説明される。1穂穎花数の品種間差異をADの大きさや形態学的な特徴から説明しようとする研究が近年多くなっている(松葉 1991, 福寛 1999, 穆ら 2000)。本研究では1穂穎花数と穂首分化期のADの大きさの間の関係を異なる品種間のみならず、環境条件が異なる場合についても調査した。さらに2次枝梗の分化を促す穂首分化期のN施肥と生殖生長期の幼穂原基の構造の関連について調査を行った。第1章とあわせて、これらの調査結果に基づき、1穂穎花数がスケール要素と高次分枝要素という2つの重要な要素から構成されていることを論じた。

第3章では栽培的に穎花数を制御する最も効果的な手段であるN施肥とそれに次ぐ手段である栽植密度の2つについて穎花数との関連を穎花数構成要素に分解して解析した。暖地水稻の穎花数の制限要因として考えられる生殖生長期のN栄養状態と穎花数の関係を解析するために、種々のパターンのN施肥だけでなく、作期、地域、栽植密度なども変えた実験を行った。この章ではこれらの結果をもとに第1、2章で明らかになった1穂穎花数を構成する2つの要素と稲体N状態との関係を中心に、さらに穂の構造からは説明の難しかった退化穎花数とNおよび乾物生産との関係について解析した結果を記述した。

第4章では穎花の分化と退化に及ぼす非構造的炭水化物(NSC)の影響を量的に解析した。穎花

の分化に最も重要な期間である穂首分化期から穎花分化始期までの期間、あるいは穎花の退化に最も重要な期間である減数分裂期を中心とする生殖生長期中期に遮光あるいは間引き処理によって茎葉のNSC量を変え、それと分化穎花数、退化穎花数との関係を解析した。

第5章総合考察では第1章から第4章に示した結果に基づき、暖地水稻の穎花生産効率の低い原因をN栄養面を中心にまず考察した。さらに面積当たり穎花数に関与する稲体要因としてN、NSC、植物生長調節物質、ADを挙げ、これと栽培的な要因を絡めながら、水稻の面積当たり穎花数を拡大する方策として、栽培、育種両面からの今後の研究課題を鮮明にしようと試みた。

本研究では、水稻の面積当たりの穎花数がどのようにして決まるのかを明らかにするためにさまざまな観点から実験や観察を行った。内部形態を観察する形態学的手法から栽植密度を変える栽培学的手法までさまざまな実験手法を利用した。しかしながら、「ものいわぬ作物の真の性質を白状させる(戸荊 1957)」ことが十分にできたとは言い難い。それでも水稻の面積当たりの穎花数の成立過程の大筋を明らかにし、かつ今後の問題点を鮮明にすることにはいくらか手が届いたのではないかと考えている。しかし、本研究の内容を穎花数の制御やさらなる増大に寄与するように発展させるには、この研究をさらに厳しく、批判的に継承した今後の研究が待たれるであろう。そのような今後の展開のごくわずかな一助にでもなれば本研究は成功したと著者は考える。

本研究の遂行ならびにとりまとめに際しては、京都大学大学院農学研究科教授堀江武博士には終始懇切なるご指導とご鞭撻を賜った。10年以上前の大学4年生から与えられた課題でありながら、本人の才能と努力の足りないためにのろのろとしか進展しない研究を辛抱強く見守っていただき、ここに記し謹んで感謝の意を表する。

島根大学生物資源科学部教授今木正博士、同教授小葉田亨博士には、研究全般にわたって終始ご激励とご指導を賜り、また、実験実施のための全面的な協力を賜った。この研究の出発点である京都大学大学院在学中には鳥取大学農学部助教授中野淳一博士、島根大学生物資源科学部助教授大西政夫博士、京都大学大学院農学研究科助手中川博視氏の指導を賜った。大学院在学中の共同研究者であった北海道大学大学院農学研究科助教授長谷川利弘博士、兵庫県来田康雄氏、農林水産省農業生物資源研究所中山博貴博士には実験遂行上の協力だけでなく貴重なご意見などもをいただいた。島根大学に奉職してからは足立文彦博士を始め、大学院生、学部生の諸氏の協力がなければ、この研究の半分も達成できなかったであろう。1994年には島根県農業試験場赤名分場(現島根県中山間地研究センター)で高橋眞二氏(現島根県農業試験場)始め、多くの方々から圃場実験の協力をいただいた。1995年には島根大学生物資源科学部附属生物資源教育研究センター本庄農場にて元島根大学生物資源科学部助教授福田晟氏を始め、多くの

方々から圃場実験の協力をいただいた。1998年には1年間京都大学大学院農学研究科に内地研修させていただき、ハラフィン切片法については京都大学大学院農学研究科附属高槻農場助手松井勤博士に指導いただき、京都大学大学院農学研究科助教授稲村達也博士、同講師白岩立彦博士には種々の貴重な実験場の示唆を、当時の大学院生であった塚口直史博士を始め、多くの院生、学生諸氏からも実験の協力をいただいた。これらの方々に、衷心よりお礼を申し上げる。

第1章 穎花分化の品種間差異の形態学的解析

韓国において日印交雑品種である統一系統による多収が実現されて以来、水稻の多収モデルは多げつ性の短稈穂数型品種から少げつ性の短稈穂重型品種へと移行してきている。インド型品種は日本型品種に比べて1穂穎花数が多い特徴があり、日印交雑品種において1穂穎花数が多いのはこのようなインド型品種の特性が取り込まれたものと見られている(山岸ら 1996)。その一方でIRRIはインド型品種以上に1穂穎花数の多い熱帯日本型稲を利用し、1穂穎花数の著しく多い品種(New plant type)を近年開発しつつあり、精力的な研究を進めている(Khush 1996)。ハイブリッド稲の多収の一因も1穂穎花数の拡大と考えられている(Yaoら 2000)。このように近年育成された多収品種の特徴のひとつは、1穂穎花数の増大による単位面積当たりの穎花数の拡大を通して多収に導いている点である(橋本ら 1983, 松尾・小林 1989)。

しかし、一方で、1穂穎花数の多い品種は2次枝梗に着生する穎花の割合が多くなるために登熟が劣ると考えられている(松島 1973)。ところが一方で、笹原ら(1982a)はインド型品種では穂の上部に穎花が多く着生するため、同じ水準の穎花数であっても登熟盛期の穂重増加速度が大きく、登熟に優れることを指摘した。実際、1穂穎花数の多い品種の中でも登熟性も優れる多収性品種であるタカナリ(平岡ら 1992)、南京11号(橋本ら 1983)では穂の上位に穎花が多く着生する特徴が認められている。このように1穂穎花数の多い品種の中でも2次枝梗に着生する穎花の配置(穂型)の違いが認められ、その違いが登熟性に反映するとも考えられている。

1次枝梗に着生する穎花の方が2次枝梗に着生する穎花よりも登熟に優れているので(松島 1957)、分化1次枝梗数を増やすことによって1穂穎花数を増大させることも考えられる。イネの花序は松葉(1991)によれば無限花序と考察されており、茎頂での1次枝梗の分化の制御機構が明らかにされれば、1穂に分化する1次枝梗数を制御できると考えている。1穂に分化する1次枝梗数と2次枝梗数に関する穂の構造を解析することによって1穂穎花数の増大に働く形態的な特性が明確になるものと考えられる。

そこで第1章では1穂穎花数の異なる多数の品種を供試し、それらの穂の構造を解析することによって、1穂穎花数の品種間差異に関与する穂の構造の特徴をなるべく少数の要素の組合せで説明しようと試みた。第1節では中国地方の在来種を含めた8品種について穂の構造を調査し、特に登熟の良否を左右する2次枝梗に着生する穎花の穂上配置(穂型)に注目して穎花数が多い品種の穂の構造的特徴を明らかにしようとした。第2節ではアケノホシ、タカナリ、NPTなど近年育成された1穂穎花数の多い品種について分化1次枝梗数と分化2次枝梗数を調査し、この2つの形態的な要素が1穂穎花数にどのように反映しているかを解明しようとした。

第1節 中国地方の在来種を含めた主要品種の穂の構造の解析

穂のどの部分の2次枝梗数を育種的に増加させ、調節可能であるのかを明らかにすることは、着粒数が多く、登熟能力の高い多収品種を育成する上で重要である。笹原ら(1982b)は穂軸節位別の2次枝梗穎花数の違いによって、イネの穂を5つの穂型に分類した。着粒数が多く、しかも登熟能力の高いインド型品種は上位節の2次枝梗に穎花の着生が優勢(2次枝梗穎花着生上位優勢型)であった。インド型品種の登熟盛期における穂重増加速度が高い性質(笹原ら 1982a)は、穂の上位に着生した穎花の強勢穎花的な性格によるものであると笹原ら(1982b)は指摘している。近年育成された多収品種のタカナリは穂の上部の2次枝梗に着生する穎花が多いことが明らかになっている(平岡ら 1992)。

現在ある穂重型の超多収品種は食味や品質が劣るので、良食味・良質品種にこのような穂の大きな形質を導入する必要がある。しかし、多収品種に導入された穂重型の遺伝形質はインド型あるいは日印交雑品種からのものが多い。日本型のイネから導入できれば、品質の低下を避けることが容易である。日本の在来種には穂重型の品種があり、この遺伝的形質を多収品種育成のために利用できる可能性がある。ところが、日本型の在来品種と改良品種との穂型の比較解析はこれまでにほとんどなされていない。笹原ら(1982b)は亀ノ尾など東日本における在来の穂重型品種についても調査している。しかし、いずれもほぼ同じ穂型であった。すなわちこれらの品種では2次枝梗に着生する穎花が穂の中位節において最も多くなり、登熟に有利な2次枝梗に着生する穎花が穂の上位節において多くなる型ではなかった。日本の在来品種ではない日本型の戦捷とそれを先祖とする品種では2次枝梗に着生する穎花が穂の下位節において優勢となる型を示した。中国地方で広く普及した在来品種の雄町と朝日に関しては、従来、穂型は調査されていない。朝日は偏穂重型であり、しかもほとんどの良食味の改良品種の祖先である。雄町は大粒の穂重型品種である。この両在来品種の穂型と穂重型の多収品種のそれとを比較することによって、日本の穂重型品種を利用して、穂の上部での着粒能力の高く、そのために登熟能力の高い、しかも良食味・良質の品種を育成できるかもしれない。

この節では、1穂穎花数を増加させるにはどのような穂の構造が適切であるかを明らかにすることを目的とした。すなわち以下の2つに焦点を絞った。① 1次枝梗・2次枝梗からなる穂の構成要素が穂上の節位によってどのような配置をするのか(穂型)、② 登熟に有利とされる穂の上位節に穎花がより多く分布する品種の穂型の特徴を明らかにしようとした。そのために1穂穎花数の異なる8品種を供試して、主稈および1次分げつの穂の分化1次枝梗節位に着生する2次枝梗ならびに2次枝梗に着生する穎花(2次枝梗着生穎花)について、その分化と退化の状況を調査した。

材料と方法

実験は1995年に松江市にある島根大学生物資源科学部実験圃場で行った。供試した水稻品種は、西日本における改良品種である日本晴、西日本における在来品種である朝日、雄町、1穂穎花数の多いアケノホシに加えて、インド型の品種として、IR36、1穂穎花数の多い南京11号、1穂穎花数が多い日印交雑品種である水原258号、大粒種であるArborioの計8品種である。催芽種子を育苗箱に散播し、28日間育苗した苗を各品種2列ずつ(1列の長さは3.8m)、1株1本植、条間30cm、株間15cmで6月6日に移植した。緩効性肥料であるLP444E80をN、リン酸、カリがそれぞれ5g/m²になるように基肥で与えた。試験区は1反復とした。

主稈の穂が抽出し始めたとき、各品種8個体ずつ主稈と2本の1次分げつの穂を採取し、肉眼もしくは実体顕微鏡により、退化して痕跡として残っているものも含めたすべての1次枝梗、2次枝梗、穎花の数をそれぞれ1次枝梗の節位ごとに数えた。穂首節を1とし、穂首から穂先に向けて各穂軸節位の1次枝梗に番号をつけた。いくつかの品種には3次枝梗も分化したが、この枝梗の穎花は今回、2次枝梗に分化した穎花と合算した。この調査方法は、退化した2次枝梗や穎花を数えている点を除けば、笹原ら(1982b)の穂型の調査方法と同じである。分化した1次枝梗、2次枝梗、穎花の数は分枝数と退化数の和とした。出穂期における穎花数(分化穎花数と退化穎花数の差)を分枝穎花数とした。

2次枝梗に着生する穎花数は栽培環境によってかなり変動するが、穂軸節位の上、中、下のどの部位に2次枝梗(穎花)がより多く着生するかのパターンは異なる生態型に属する品種・系統間でかなり安定した特徴を示すので、このような2次枝梗(穎花)数の着生パターンによって分類した穂の構造を、笹原(1982b)は穂型としている。本実験では、2次枝梗および2次枝梗上に着生した穎花だけでなく、1次枝梗上に着生した穎花についても調査した。穂型の調査以外に、出穂期の分げつ数および草丈を調査した。本研究では、節位とは穂軸上の1次枝梗着生節位のことである。

結果

1. 生育状況

出穂期はArborioがもっとも早く、8月7日であり、その次が南京11号であった。それ以外の6品種は8月下旬に出穂した。出穂期の分げつ数はArborioがもっとも少なく、IR36がもっとも多くなった。出穂期の草丈は雄町、Arborioなどが高く、南京11号、IR36、水原258号などが低くなった(第1表)。

Table 1. Varietal differences in heading date, tiller number, and plant length at heading.

Cultivar	Heading date	Tiller number	Plant length (cm)
Akenohoshi	August 25	10.6±0.6	111±1
Arborio	August 7	8.5±0.2	121±2
Asahi	August 30	14.1±0.6	120±1
IR36	August 25	18.2±0.7	106±2
Nanjin11	August 12	12.1±0.6	89±1
Nipponbare	August 25	15.2±0.7	103±3
Omachi	August 25	11.9±0.7	132±2
Suweon 258	August 25	11.6±0.6	96±1

Values are means of eight plants with standard errors.

2. 枝梗ならびに穎花の分化数・退化数・分枝数

主稈に分化した穎花数(主稈分化穎花数)は朝日の122.6から南京11号の301.0の間で品種間差異が見られた。その差の大部分は、2次枝梗に分化した穎花数の違いによるものであった。すなわち、1次枝梗に分化した穎花数(1次枝梗分化穎花数)は朝日の56.5から南京11号の94.0までの差に対して、2次枝梗に分化した穎花数(2次枝梗分化穎花数)は日本晴の65.8から水原258号の221.1までの大きな品種間差異があった(第2表)。穂重型品種である南京11号、アケノホシなどと比べると日本型在来品種(雄町・朝日)の主稈分化穎花数はかなり少なかった。1穂分化2次枝梗数の多い品種は水原258号を除くと分化1次枝梗数が14以上と多く、分化2次枝梗数の少ない品種はIR36を除くと分化1次枝梗数が11以下と少なかった。

Table 2. Varietal differences in the numbers of differentiated primary rachis-branches (PBs), differentiated secondary rachis-branches (SBs), and differentiated spikelets on the main culm.

Cultivar	Differentiated PBs	Differentiated SBs	Differentiated spikelets on		
			PBs	SBs	the main culm
Akenohoshi	14.1±0.1	53.1±0.7	82.0±1.1	189.0± 4.2	271.0± 3.7
Arborio	11.4±0.3	33.1±1.7	61.9±1.6	105.9± 6.7	167.8± 6.4
Asahi	9.5±0.2	22.1±1.4	56.5±1.1	66.1± 4.5	122.6± 5.2
IR36	10.6±0.2	43.5±2.3	58.9±0.6	196.5±13.2	255.4±13.5
Nanjin11	15.0±0.3	59.1±2.0	94.0±1.8	207.0± 9.2	301.0± 9.9
Nipponbare	10.6±0.2	22.4±1.2	61.4±1.3	65.8± 4.1	127.1± 4.9
Omachi	13.0±0.2	35.8±1.0	77.5±1.2	102.1± 3.3	179.6± 4.0
Suweon 258	11.9±0.1	52.6±1.0	65.5±0.9	221.1± 7.6	286.6± 7.5

Values are means of eight plants with standard errors.

主稈で退化した穎花数(主稈退化穎花数)は、1次枝梗で退化した穎花数(1次枝梗退化穎花数)がほとんどなかったの、2次枝梗で退化した穎花(2次枝梗退化穎花数)がほとんどを占めた。Arborioは退化穎花数のきわめて少ない品種であった(第3表)。主稈における分化穎花数に対する退化穎花数の割合(主稈穎花退化率)は、主稈分化穎花数の多い品種ほど多い傾向にあった。しかし、1次枝梗分化穎花に対する2次枝梗分化穎花の割合が大きい品種であるIR36と水原258号に比べて、その割合の小さいアケノホシと南京11号の方が主稈穎花退化率は低かった。雄町は日本晴よりも主稈分化穎花数が多い一方、両品種の主稈穎花退化率はほぼ同じだった。以上の結果、Arborio、アケノホシ、南京11号の3品種を除く供試5品種では、主稈に現存する穎花数(主稈分枝穎花数)の品種間差異は主稈分化穎花数によってほとんど決まった。

Table 3. Varietal differences in the numbers of degenerated primary rachis-branches (PBs), differentiated secondary rachis-branches (SBs), and differentiated spikelets on the main culm.

Cultivar	Degenerated PBs	Degenerated SBs	Degenerated spikelets on		
			PBs	SBs	the main culm
Akenohoshi	0.2±0.2 (0.7)	14.4±0.8 (27.1)	2.4±1.1 (2.9)	59.0±2.6 (31.2)	61.4±3.0 (22.7)
Arborio	0 (0)	1.5±0.5(4.5)	0 (0)	5.2±1.7 (4.9)	5.2±1.7 (3.1)
Asahi	0 (0)	4.0±0.6(18.1)	0.4±0.2 (0.7)	12.4±1.6 (18.8)	12.8±1.7 (10.4)
IR36	0 (0)	11.0±0.9 (25.3)	0.1±0.1 (0.2)	79.9±6.3 (40.7)	80.0±6.2 (31.3)
Nanjin11	0 (0)	17.2±0.9 (29.1)	0 (0)	74.6±3.8 (36.0)	74.6±3.8 (24.8)
Nipponbare	0.1±0.1 (0.9)	6.6±0.8 (29.5)	0.9±0.3 (1.5)	20.6±2.9 (31.3)	21.5±3.1 (16.9)
Omachi	0 (0)	9.5±0.8 (26.5)	0.2±0.2 (0.3)	29.5±2.6 (28.9)	29.8±2.6 (16.6)
Suweon 258	0.1±0.1 (1.7)	16.5±0.9 (31.4)	0.6±0.6 (0.9)	99.4±3.0 (45.0)	100.0±2.8 (34.9)

Values are means of eight plants with standard errors.
 Figures in parentheses indicate rachis-branch or spikelet degeneration percentage (%), which is defined as the ratio of the number of degenerated rachis-branches or spikelets to the number of differentiated ones.

1次分げつにおける分化穎花数の品種間差異も主稈の場合と同様に、2次枝梗に分化した穎花数の差に帰せられた(第4表)。分化穎花数の多い品種ほど退化穎花数が多くなったので、1次分げつにおける現存穎花数の品種間差異も1次分げつにおける分化穎花数でほとんど決まった。

主稈と比べると、どの品種でも1次分げつの方が分化穎花数が少なかったの、現存穎花数も少なくなった(第4表)。アケノホシでは1次枝梗分化穎花数も2次枝梗分化穎花数も主稈よりかなり少なく、日本晴と水原258号では2次枝梗分化穎花数が少なかった。このように品種によっては主稈に比べ、分げつの穎花数がかなり少なくなるので、1株のうち主稈あるいは特定の穂だけを対象に1穂穎花数を解析するだけでは面積当たり穎花数の解析に不十分であるとみられた。

Table 4. Varietal differences in the numbers of differentiated primary rachis-branches (PBs), differentiated secondary rachis-branches (SBs), and differentiated spikelets on a panicle of a primary tiller.

Cultivar	Differentiated PBs	Differentiated SBs	Differentiated spikelets on		
			PBs	SBs	the main culm
Akenohoshi	12.3 ± 0.2 (0.87)	42.8 ± 1.5 (0.81)	70.9 ± 1.1 (0.87)	149.8 ± 7.7 (0.79)	220.7 ± 7.8 (0.81)
Arborio	10.6 ± 0.2 (0.93)	30.7 ± 1.2 (0.93)	57.4 ± 0.6 (0.93)	98.1 ± 4.4 (0.93)	155.5 ± 4.5 (0.93)
Asahi	8.9 ± 0.1 (0.94)	20.8 ± 0.8 (0.94)	52.1 ± 0.8 (0.92)	60.9 ± 2.7 (0.92)	113.0 ± 3.3 (0.92)
IR36	10.2 ± 0.2 (0.96)	39.8 ± 1.7 (0.92)	57.8 ± 1.3 (0.98)	178.8 ± 9.3 (0.91)	236.5 ± 10.3 (0.93)
Nanjin11	13.7 ± 0.1 (0.91)	55.9 ± 1.7 (0.92)	84.4 ± 0.8 (0.90)	193.5 ± 7.5 (0.93)	277.9 ± 7.9 (0.92)
Nipponbare	10.6 ± 0.2 (1.00)	19.1 ± 0.9 (0.85)	59.5 ± 1.4 (0.97)	53.5 ± 3.1 (0.81)	113.0 ± 4.5 (0.89)
Omachi	13.0 ± 0.5 (1.00)	33.9 ± 1.8 (0.95)	77.1 ± 2.7 (1.00)	91.6 ± 5.8 (0.90)	168.7 ± 7.7 (0.94)
Suweon 258	11.0 ± 0.3 (0.92)	46.1 ± 1.8 (0.88)	61.6 ± 2.2 (0.94)	187.9 ± 9.0 (0.85)	249.5 ± 10.8 (0.87)

Values are means of eight plants with standard errors.

Figures in parentheses indicate relative values to the main culms.

3. 節位別にみた2次枝梗ならびに穎花の配置(穂型)の品種間差異

(1) 1次枝梗分化穎花数からみた穂型の品種間差異

1次枝梗分化穎花数の違いは、主稈、1次分げついずれの場合も、分化1次枝梗数によって決まった。なぜなら、各節位の1次枝梗分化穎花数は5-6と品種固有の値をとって安定しているからである(真中・松島 1971, 笹原ら 1982b)(主稈の場合、第1図)。

各節位の1次枝梗分化穎花数はいずれの品種でもほとんど一定で、分化1次枝梗数が品種によって異なった(第1図)。すなわち穂軸各節位に着生する穎花数には大きな品種間差異はなく、分化1次枝梗数は16(南京11号)から10(朝日)までの大きな品種間差異があった。どの品種も1次枝梗上の穎花はほとんど退化しなかった。主稈と1次分げつの間には、1次枝梗上の分化穎花数からみた穂型の違いはほとんどなかった。しかし、南京11号、アケノホシ、雄町では、1次分げつの方が分化1次枝梗数がやや少なくなった。

(2) 2次枝梗数からみた穂型の品種間差異

節位別にみた分化2次枝梗数(分化2次枝梗数からみた穂型)は、主稈の場合、どの品種も上位節よりも中・下位節で多くなった。分化2次枝梗数からみた穂型は3つに分類できた(第2図)。

- ① 下位節ほど多くなるもの：IR36，南京11号，水原258号
- ② 中・下位節で多いもの：Arborio，朝日，日本晴，雄町
- ③ 中位節で多いもの：アケノホシ

第2表から1次枝梗数の多いほど2次枝梗数が多くなる傾向を認めた．このようになるのは，穂の構造上，下位節の1次枝梗ほど2次枝梗が多くなるために，1次枝梗数の増加による下位節の拡大が2次枝梗数の増加につながっているからであると考えられた．すなわち2次枝梗を増やすためには1次枝梗を増やすことによる間接的なもの(南京11号，アケノホシ)と，2次枝梗の分化そのものを促進するもの(IR36，水原258号)の2つがあることがわかった．

2次枝梗の退化は中位節から始まり，下位節ほど多かった．日本晴，アケノホシ，朝日では穂首節の2次枝梗はほとんど退化した．分化2次枝梗数の多い品種ほど退化は多くなった．しかし，

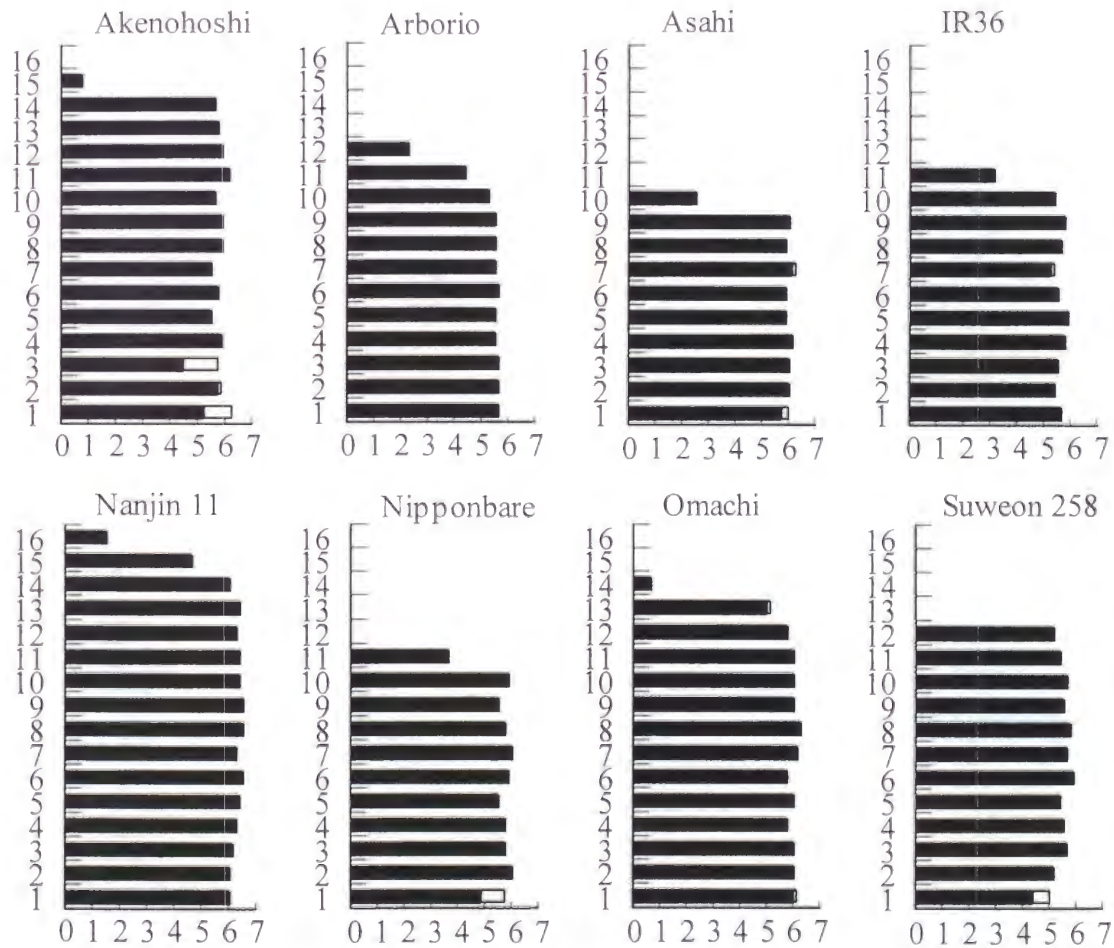


Fig. 1. Nodal distribution of spikelets on primary rachis-branches of main culms. The data are the means of eight plants. Black bars and white ones show the number of surviving spikelets and degenerated ones on primary rachis-branches, respectively. The number of differentiated spikelets is the sum of the number of surviving and degenerated spikelets. Abscissas and ordinates of each cultivar indicate the number of spikelets and ordinal number of primary rachis-branch numbered acropetally, respectively.

もっとも多く分化した節位で、退化が多いとは限らなかった。中位節で分化の多いアケノホシでも、退化は下位節ほど多かった。すなわち1次枝梗が増えることによって、下位節が拡大することは退化しやすい2次枝梗を増加させると考えられた。

以上のことから、現存2次枝梗数からみた穂型はほとんどの品種で中位節で2次枝梗数の多い型となった。Arborioと南京11号とでは中位節と下位節の現存2次枝梗数がほぼ同じ穂型となった。

品種別にみた1次分げつの、分化2次枝梗数からみた穂型は主稈と少し異なった(第3図)。

- ① 下位節ほど多くなるもの：IR36, 南京11号, 雄町
- ② 中・下位節で多いもの：Arborio, 朝日, 水原258号, 日本晴, アケノホシ
- ③ 中位節で多いもの：なし

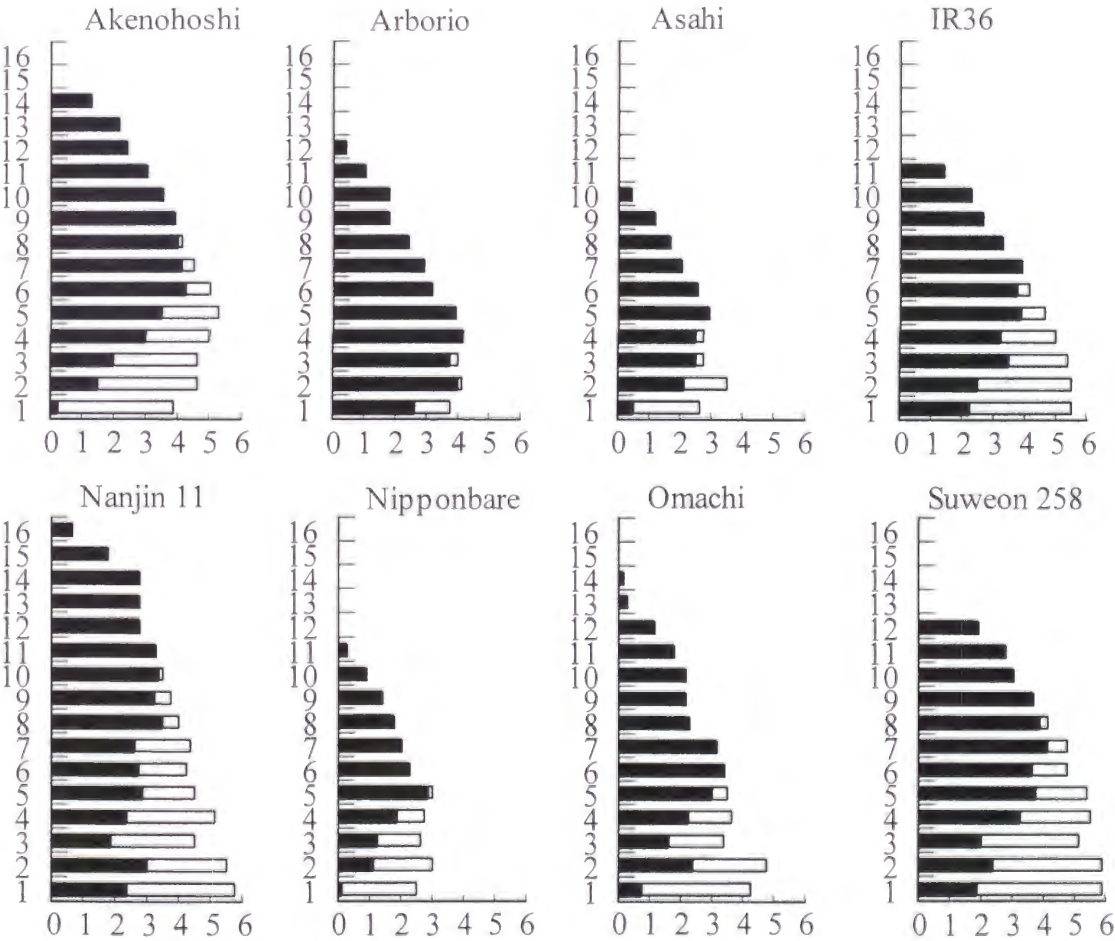


Fig. 2. Nodal distribution of secondary rachis-branches on primary rachis-branches of main culms.

The data are the means of eight plants.

Black bars and white ones show the number of surviving secondary rachis-branches and degenerated ones on primary rachis-branches, respectively. The number of differentiated secondary rachis-branches is the sum of the number of surviving and degenerated secondary rachis-branches. Abscissas and ordinates of each cultivar indicate the number of secondary rachis-branches and ordinal number of primary rachis-branch numbered acropetally, respectively.

どの品種でも1次分げつの各節位に分化する2次枝梗数は主稈より少なかった。アケノホシでは上・中位節の分化2次枝梗数が少なく、もっとも多く分化する節位は主稈の場合より下位の節になった。そのためアケノホシの分化2次枝梗からみた穂型を中・下位節の多い型に分類した。アケノホシと同様、水原258号、日本晴も主稈に比べて1次分げつの分化2次枝梗数が少なくなる割合が他の品種よりも大きかった。しかし、アケノホシと異なり、この2品種ではすべての節位で均等に1次分げつの分化2次枝梗が少なくなった。

1次分げつの場合も、主稈と同様に、いずれの品種も下位節ほど2次枝梗の退化数が多かった。現存2次枝梗数からみた穂型は、どの品種も中位節が多い穂型に分類できた。Arborioと南京11号では主稈に比べて下位節での2次枝梗の退化が多かった。

(3) 2次枝梗上の穎花数からみた穂型の品種間差異

分化穎花数は分化2次枝梗数と強い正の相関関係にあるので(和田 1969)，各品種において、2次枝梗上の分化穎花数からみた穂型は分化2次枝梗数からみた穂型と同じ分類になった。すなわ

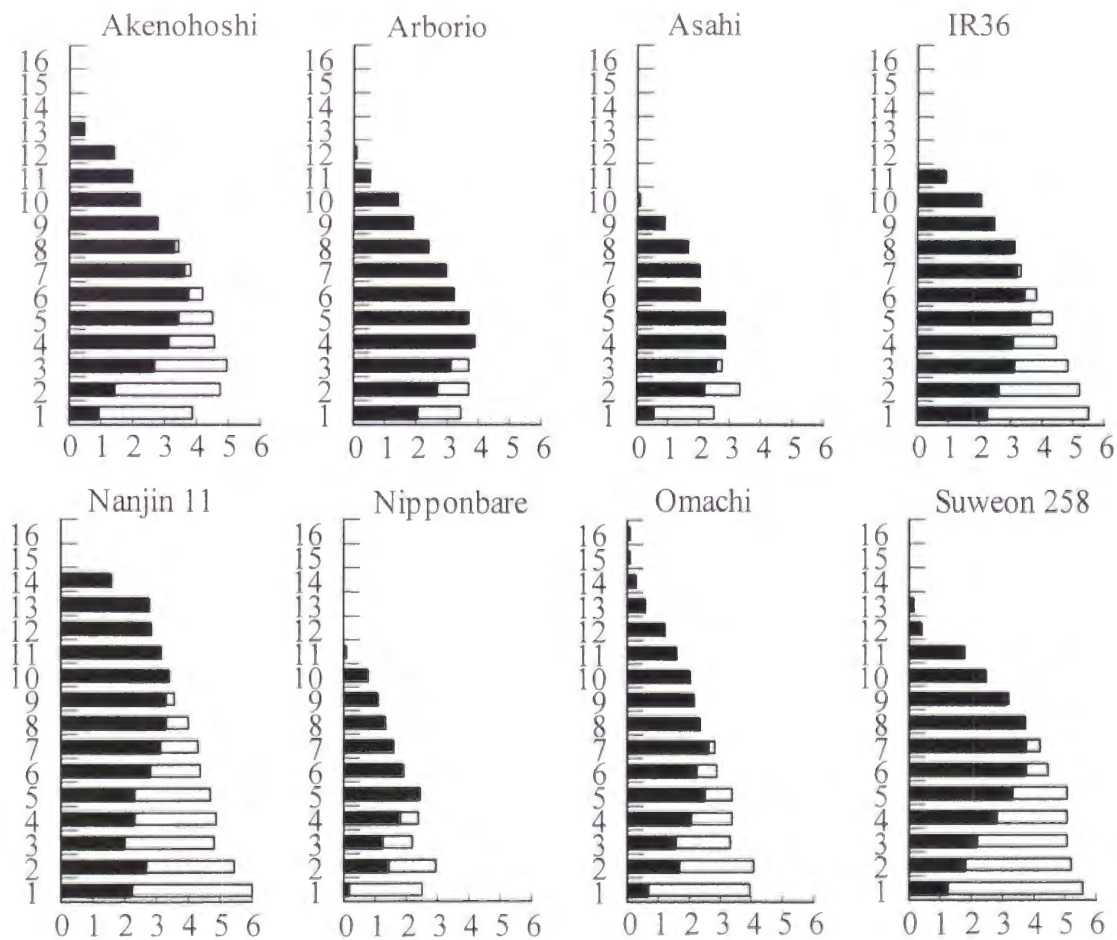


Fig. 3. Nodal distribution of secondary rachis-branches on primary rachis-branches of primary tillers. The data are the means of eight plants. The symbols, abscissas, and ordinates are the same as Fig. 2.

ち主稈の場合(第4図),

- ① 下位節ほど多くなるもの: IR36, 南京11号, 水原258号
- ② 中・下位節の多いもの: Arborio, 朝日, 日本晴, 雄町
- ③ 中位節の多いもの: アケノホシ

穎花の退化は2次枝梗の退化にともなうものがほとんどであるから(松島・真中 1962), 2次枝梗上の現存穎花数からみた穂型は, 現存2次枝梗数からみた穂型と同じになった. すなわち Arborioと南京11号以外の6品種を中位節で2次枝梗上の現存穎花数が多い穂型に分類した.

どの品種についても1次分げつの場合, 2次枝梗上の分化穎花数からみた穂型も2次枝梗上の現存穎花数からみた穂型も主稈の穂型と同じ分類になった. 1次分げつでは, 主稈に比べると, いずれの品種でも各節位における2次枝梗上の分化穎花数が少なくなった. また, 雄町・Arborioではやや上位の節から2次枝梗上の穎花が退化し始めた.

考察

確実に分化し, かつ退化しにくい, そのうえ登熟に有利な穂軸上位の2次枝梗に着生する穎花を確保しながら, 着粒数を拡大する目的で, 穂型に着目した研究(橋本ら 1983, 真中・松島 1971, 松葉ら 1990, 松葉 1991, 笹原ら 1982b)が従来まで多く行われてきた. 下位節の2次枝梗上の穎花は弱勢穎花と呼ばれ, 登熟が劣ることから, 笹原ら(1982b)は着粒数を増やすときに上位節の2次枝梗上の穎花を増やすことによって登熟能力を維持しようと考えている. 本研究でも穂型を2次枝梗あるいは2次枝梗上の穎花からみるのが, もっとも品種の違いを表すのに適当であることが明らかになった. 従来の研究でも着粒構造あるいは穂型の分類は2次枝梗あるいは2次枝梗上の穎花によって行われてきた(松葉 1991, 笹原ら 1982b). 1次枝梗に着生する穎花数は5~6と安定している(真中・松島 1971)のに対して, 2次枝梗数は遺伝的な変異が大きく, 栽培あるいは環境条件にも大きく左右される. 2次枝梗数と穎花数の間には強い正の相関がある(和田 1969). 育種的にも栽培的にも着粒数を増やすには2次枝梗上の穎花を増やす方法によるのが容易であり, 品種や栽培による1穂穎花数の違いはほとんど2次枝梗数に基づいている. 笹原ら(1982b)は以上のような理由から穂軸節位別の2次枝梗数の変動に注目して, 穂型を分類した.

穂の基本構造を簡略に示す穂型から示唆されることは, 1穂穎花数を増加させるには, ① 1次枝梗を増やすことによって2次枝梗が分化できる節数を増やすことによるもの(第2図 アケノホシ, 南京11号), ② 同じ節位でも2次枝梗そのものの分化を増やすことによるもの(第2図 IR36, 水原258号)とがあることであった. このような1穂穎花数の拡大の基本的な構造は主稈と1次分げつとで共通していた. その結果, 見かけ上は1穂に着生する分化穎花数, 退化穎花数, 現存穎

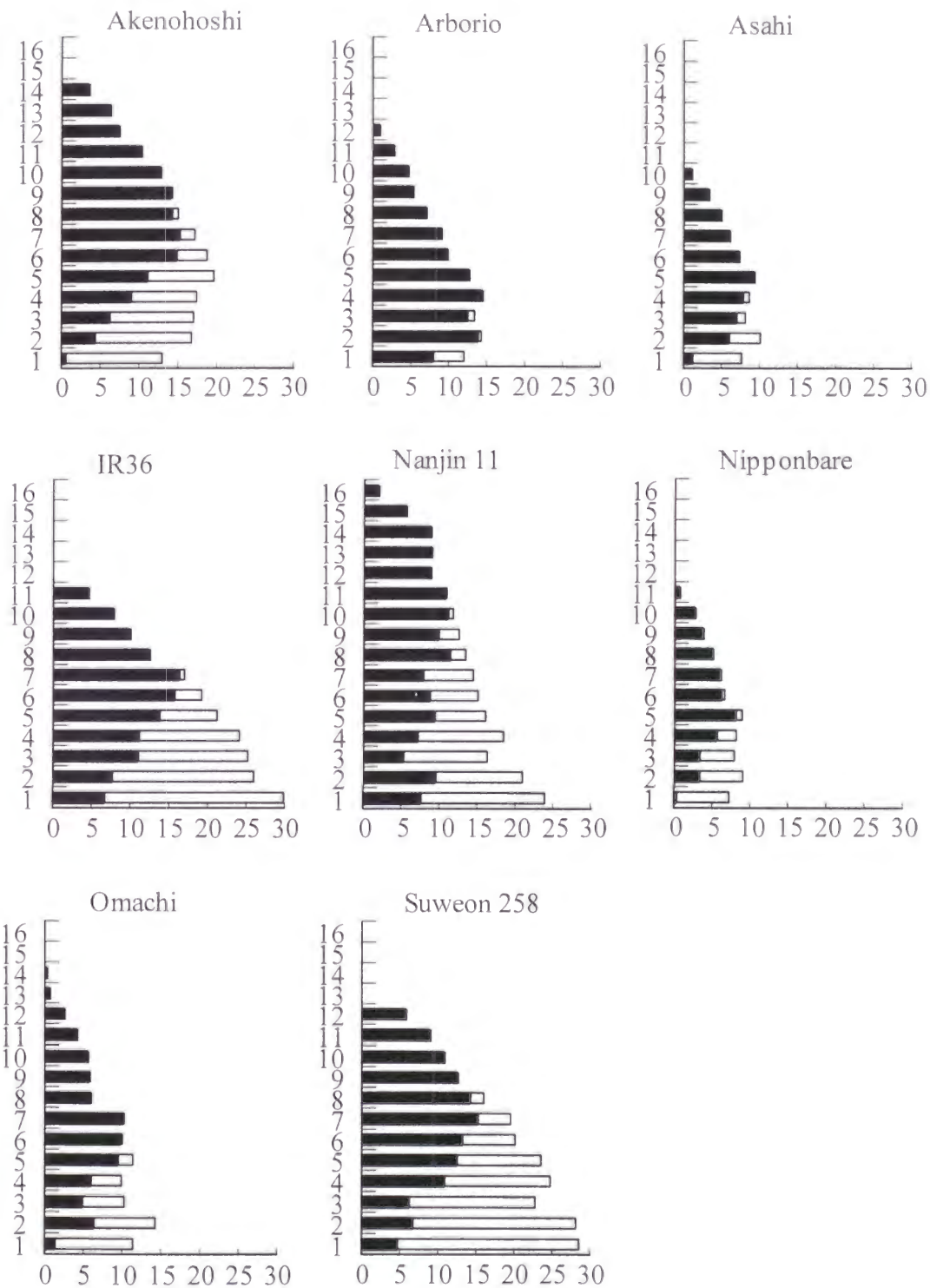


Fig. 4. Nodal distribution of spikelets on secondary rachis-branches on each primary rachis-branch of main culms.

The data are the means of eight plants.

Black bars and white ones show the number of surviving spikelets and degenerated ones on secondary rachis-branches, respectively. The number of differentiated spikelets is the sum of the number of surviving and degenerated spikelets. Abscissas and ordinates of each cultivar indicate the number of spikelets and ordinal number of primary rachis-branch numbered acropetally, respectively.

花数の品種間差異は、本実験で供試した8品種では、主稈も1次分げつも、2次枝梗数の違いに起因した(第2表, 第4表)。分化穎花数あるいは現存穎花数の品種間差異が2次枝梗数に基づくとする報告は多い(松葉 1991, Yaoら 2000)。しかし、実際には節数(分化1次枝梗数)を増やすことによって2次枝梗数を間接的に増やすものと、分化2次枝梗数そのものを増やすものがあった。

1次分げつの穂は主稈の穂よりも小さくなったが、分化2次枝梗数からみた穂型については Arborio 以外には主稈と1次分げつの穂型には違いは少なかった。アケノホシの1次分げつの穂は上・中位節が特に小さくなる傾向にあった。主稈のそれに対する1次分げつの穂の大きさについても品種間差異が見られ(第4表)、主稈だけを対象に1穂穎花数をみるのでは不十分であることが示唆された。分げつの穂が小さくなることを報告したものはあるが(黒田ら 2000)、なぜ分げつの穂が小さくなるかを明らかにした報告は見あたらない。植物生長調節物質を介した頂芽優勢によるものか、主稈の方が同化産物を多く取り込むのかなどのいくつかの仮説は考えられるが、想像の域を超えない。

今回、供試した日本型の在来品種の穂型には、改良品種の日本晴と特に異なる点が認められなかった。朝日の1穂穎花数は日本晴とほぼ同様であった。雄町の1穂穎花数は日本晴より多かったが、今回供試した穂重型の多収品種には及ばなかった。しかし、雄町は穎花退化率が低く、中位節の穎花の退化の少ない点が注目された。

笹原ら(1982b)の報告では穂軸節位別の2次枝梗に着生した穎花数の違いによって、穂型を次のように分類した。大粒種は2次枝梗に着生する穎花が穂の下位で優勢となる型、日本型品種は中位で優勢となる型、インド型は上位で優勢となる型に分類された。本実験の結果でも日本型品種は2次枝梗に着生する穎花が穂の中位で優勢となる型であった。インド型品種の場合、南京11号は上位で優勢となる型であったが、IR36は中位で優勢となる型であった。日印交雑種は笹原ら(1982b)の報告と同じ中位で優勢となる型であった。本実験の結果から考えると、品種間の穂型の違いは、1次枝梗節位別の分化穎花数の違いよりむしろ主として退化穎花数の違いに起因した。下位節の1次枝梗ほど2次枝梗を多く分化させるので、アケノホシを除く品種は2次枝梗に分化した穎花が穂の下位で優勢となる型と判断した。ところが穎花退化率は下位節ほど高いため、現存2次枝梗穎花からみた穂型は、ほとんどの品種で中位で優勢となる型となった。インド型の南京11号は2次枝梗上の分化穎花数では下位で優勢となる型であるが、穎花の退化が下位節から中位節にかけて多いので、現存2次枝梗穎花からみると上位で優勢となる型となった。

橋本ら(1983)は今回の実験に供試した3品種(Arborio・南京11号・水原258号)を含む7品種の穂型をArborio型、南京11号型、アキヒカリ型(水原258号を含む)、アキニシキ型の4つに分けている。この穂型の見方は各1次枝梗上の2次側枝数(2次枝梗の数と頂端を除いた2次枝梗上に着生した穎花の和)を基準にしているので、2次枝梗数で分類する著者らと同じではない。それで

も、南京11号が他の品種と穂型が異なり、穂の上部の着粒数も多い点、水原258号は穂の中央部の着粒数が多く、穂下部の2次枝梗が退化すると認める点では共通した。

タカナリで認められた多収性の一部が、登熟に有利な穂の上部の2次枝梗に着生する穎花の割合を相対的に高める能力(平岡ら 1992)によって実現したとすれば、今回供試した品種のうちでもっとも望ましい穂型の品種は南京11号になると考えることができる。穂の上部での着粒能力の高いイネを構想すると次の2つのいずれかになるであろう。

- ① 穂の下部での2次枝梗の分化が遺伝的に抑制された品種
- ② 2次枝梗の分化は穂全体で拡大しているが、下位から中位にかけて2次枝梗を退化させることによって穂の上部の着粒を相対的に高めた品種

この節の実験結果から示唆されるところは、南京11号は1次枝梗を増やすことによって2次枝梗の分化できる節数を増やしながらも②の方法で穂の上部の着粒能力を高めているようである。一方、2次枝梗の分化そのものを増やす水原258号、IR36の場合、下位節の穎花が著しく増えてしまうために穂の上部の穎花は相対的に少なくなった。すなわち水稻の穂の構造から考えると、より無駄の少ないとみられる①のやり方で下位節の穎花を相対的に少なくするのは難しいことがわかった。おそらく水稻の遺伝プログラムでは下位節の1次枝梗ほど2次枝梗が多くなるように設定されているのであろう。松葉(1991)は1次枝梗内では下位節ほど分枝しやすく、本来なら3次枝梗、4次枝梗なども分化するものがその分化を抑制する仕組みがあり、実際の穂の構造を決めていると考えている。この考え方からすると穂全体でも下位節ほど穎花が着生しやすいと推察される。

第2節 タカナリ, New Plant Typeの穂の構造の解析

これまでの多収品種の育種経過は、倒伏抵抗性と耐肥性の強化された短稈品種を育成することであり、このような半矮性品種は1穂穎花数が少なくなった反面、穂数が多くなることによって、シンクである面積当たり穎花数を確保し、収穫指数を高めて多収を実現した(武田ら 1984)。ところが、韓国における統一系統の多収の一因が1穂穎花数を増大させることによって面積当たり穎花数を確保したことによることが報告されてから(星野ら 1980)、近年さらに収穫指数を高めるために無効分げつを少なくし、穂重型の品種を育成しようとするようになった。日本ではアケノホシ、タカナリなどが育成され、IRRIではNew Plant Type(NPT)が育成されつつある。

前節で明らかにしたように1穂穎花数を増やす方法には2次枝梗の分化できる節数(分化1次枝梗数)を増やす方法と各節の2次枝梗を直接に増やす方法がある。前節ではアケノホシ、南京11号が前者の方法で、水原258号、IR36が後者の方法で1穂穎花数の拡大を実現していることを明らかにした。一般に1次枝梗に着生した穎花の方が登熟がよいとされる。このように登熟に有利な1次枝梗穎花の割合についてはNPTについては検討されていない。この節ではタカナリ、NPTを含むさまざまな水稻品種および系統について穎花の分化と退化状況ならびに1次枝梗、2次枝梗に着生する割合を調査し、1穂穎花数の拡大がどちらの方法でなされているかを解析した。なお前節で主稈に対する分げつの穂の相対的な大きさには品種間差異があることがわかったので、この節では株内のすべての穂について調査することにした。

材料と方法

第6表に挙げるNPT11系統を含む16の品種あるいは系統を供試した。京都大学農学部実験水田に1998年5月25日に箱育苗した28日苗を移植した。分げつ力の低いNPTは50株/m²の密植とし、その他の品種は22.2株/m²の慣行の栽植密度(1株1本植、2反復)とした。N施肥は第5表のようにした。リン酸とカリは基肥にそれぞれ10g/m²ずつ与えた。それぞれの品種あるいは系統の出穂期頃に地上部乾物重、穂数、分化穎花数、退化穎花数などを調査した。それぞれの調査方法は前節とほぼ同様であるが、穎花数などは株内のすべての穂について調査した。

Table 5. The amount and time of nitrogen application (g/m²).

	Basal	Tillering	Panicle formation	Full heading
Nipponbare	4	3	6	2
Others	4	4	8	4

結果と考察

1. 面積当たり分化穎花数

NPTのなかには10万/m²を越す穎花を分化させた系統が2つあった(第6表)。しかし他の大部分のNPTの分化穎花数はIR72(7.5万/m²)と同等あるいはそれ以下だった。6.5万/m²以上の穎花を分化したNPTでは穎花退化率が40%前後と相当に高かった。NPTの現存穎花数は3.4万~6.7万/m²の範囲であったが、大半のNPTの現存穎花数は、分化穎花数の多いIR72(4.7万/m²)、退化穎花数の少ないアケノホシ(5.5万/m²)に及ばなかった。出穂期の地上部乾物重と面積当たりの穎花数にはあまり強い関係はなかった(第5図)。

Table 6. Panicle morphological characteristics and other traits of 16 cultivars and lines of rice.

	PN	DFSP	DGSP	SP	PB	SB	HD	DW	DG%	DFSP /PN	PB /PN
Milyang 23	344	404	16	388	28	73	75	974	4.1	122	8.3
IR72	389	747	272	475	41	145	79	998	36.5	192	10.5
Nipponbare	342	361	28	333	31	64	80	1005	7.7	106	9.1
Akenohoshi	274	640	86	554	30	122	83	1085	13.4	234	11.1
Takanari	226	554	133	421	29	104	77	1049	24.0	244	12.6
IR65564-44-2-2	246	777	290	486	38	153	87	1134	37.4	319	15.6
IR65598-112-2	203	851	400	451	30	159	95	1108	47.0	419	14.9
IR65600-38-1-2-1	290	1079	460	619	51	226	108	1405	42.6	369	17.7
IR65600-42-5-2	242	605	117	489	32	119	93	1430	19.3	252	13.1
IR65600-127-6-2-3	208	396	59	337	25	79	85	936	15.0	188	11.8
IR66158-38-3-2-1	263	570	149	421	35	116	78	1077	26.1	216	13.4
IR66159-189-5-5-3	272	607	97	510	35	125	75	929	16.0	224	13.0
IR66160-121-4-1-1	329	462	34	428	35	86	80	1002	7.4	141	10.5
IR66160-121-4-5-3	319	413	34	379	35	72	77	995	8.3	130	11.0
IR67966-44-2-3-2	275	1201	527	674	47	229	107	1312	43.9	438	17.1
IR67966-188-2-2-1	221	660	271	389	32	125	95	1266	41.1	300	14.6

PN: panicle number per m², DFSP: the number of differentiated spikelets per m², DGSP: the number of degenerated spikelets per m², SP: the number of surviving spikelets per m², PB: the number of differentiated primary rachis-branches per m², SB: the number of differentiated secondary rachis-branches per m², HD: days to heading, DW: shoot dry weight (g/m²) at heading, DG%: spikelet degeneration percentage, DFSP/PN: the number of differentiated spikelets per panicle, PB/PN: the number of differentiated primary rachis-branches per panicle.

2. 穂数と1穂当たり分化穎花数

密植にもかかわらず、分けつ力が低いために(第6図)、面積当たりの穂数はすべてのNPTでIR72(389本/m²)以下となった(第6表)。しかし、1穂に分化した穎花数(1穂分化穎花数)はほとんどのNPT品種で200を越え、150以上の穎花が出穂期まで残った。NPTの特徴は1穂当たり分化1次枝梗数(1穂分化1次枝梗数)が多いことに現れた。アケノホシ、タカナリでは1穂分化1次枝梗数それぞれ11.1、12.6であるのに対し、ほとんどのNPTで13を上回り、IR65600-38-1-2-1では17.7になった。1穂分化1次枝梗数の多い品種は到穂日数が95日以上 of 系統(IR65600-38-1-2-1, IR67966-44-2-3-2など)であった。到穂日数が80日前後の品種あるいは系統の場合、1穂分化1次枝梗数には密陽23号の8.3からNPTの13.4までの広い変異がみられた(第7図下)。その結果、1穂分化穎花数が250を越えるNPTでは到穂日数が87日以上であった一方、到穂日数が80日前後の品種の1穂分化穎花数の変異はかなり大きく、ほとんどのNPT(130-224)がアケノホシ(234)、IR72(192)に及ばなかった(第7図上)。

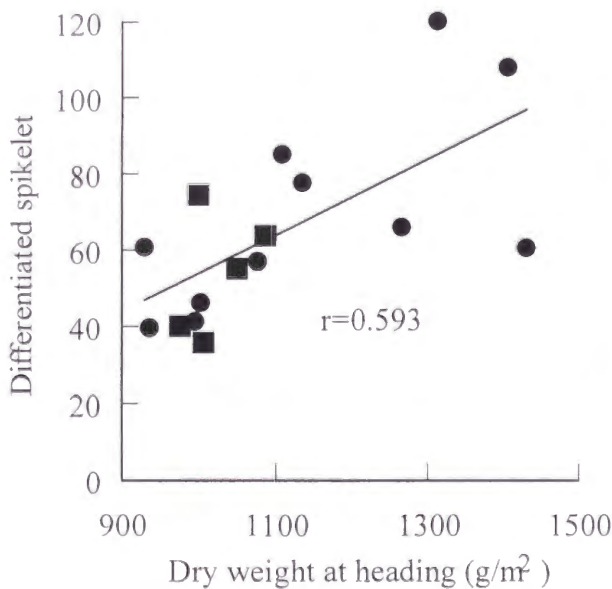


Fig 5. The relationship between the number of differentiated spikelets per m² and shoot dry weight at heading among 16 cultivars and lines of rice.
●: New plant type, ■: Other cultivars.

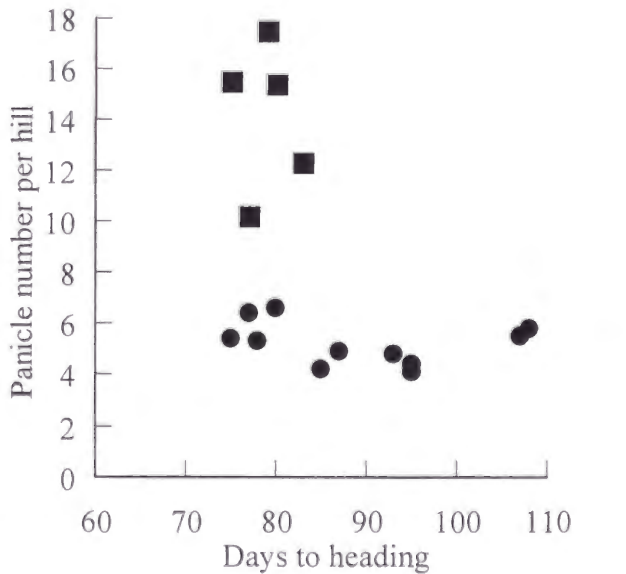


Fig 6. The relationship between panicle number per hill and days to heading among 16 cultivars and lines.
●: New plant type, ■: Other cultivars.

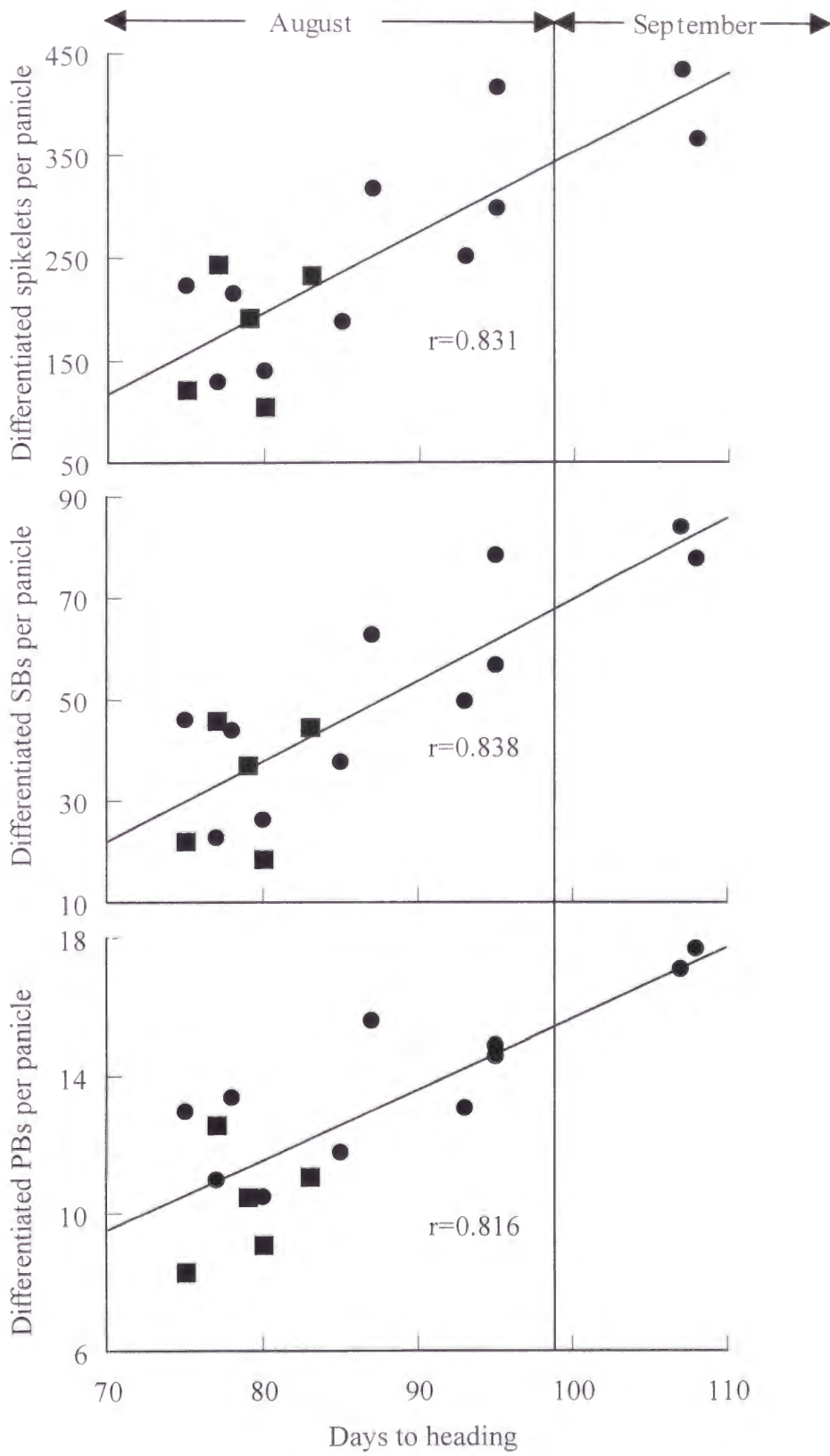


Fig. 7. The relationship of days to heading with the numbers of differentiated primary rachis-branches (PBs) (lower), secondary rachis-branches (SBs) (middle), and spikelets (upper) per panicle.
 ●: New plant type, ■: Other cultivars.

3. 1穂穎花数を構成する要素の解析

1穂分化1次枝梗数と分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数には相関関係が認められた(第8図). しかし, この関係はNPTとその他の品種では異なった. すなわちNPTは1穂分化1次枝梗数が多くても比較的その上に分化する2次枝梗数は少なくなる傾向にあった.

前節で明らかにしたように1穂穎花数の増加に最も関係の深い2次枝梗数の増加にも2つのやり方があった. ひとは分化1次枝梗数を増加させることによって2次枝梗が分化できる節数を増やすものであり, この節で供試した品種ではNPTがそれに相当した. もうひとは各節位の2次枝梗そのものを増やすもので密陽23号, IR72がそれに相当した. そして, 前者に相当する2次枝梗が分化できる節数を増加させる品種・系統では, 到穂日数の増加にともない, 1穂分化1次枝梗数が増加した. 特に穂数の少ないNPTでは到穂日数と1穂分化1次枝梗数の関係はかなり密接であった.

以上の結果から1穂穎花数を増加させるには2次枝梗の分化できる節数である分化1次枝梗数(スケール要素)あるいは分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数(高次分枝要素)を増やす2つがあり, 前者は第8図では横軸に相当し, 穂の大きさを代表すると考えられる. 後者は縦軸に相当し, 穂の分枝構造に関係すると考えられる. この2つの要素が穂の構造の品種的特性を代表していると考えられ, それぞれに対応する遺伝子あるいは遺伝子群が存在するのではないかと考えられる. この節で供試した品種を分類すれば, IR72, 密陽23号などは高次分枝要素を主に増加させているグループであり, NPT系統はスケール要素を主に増加させているグループとなった. このことからこの2つのグループでは分枝構造のメカニズムが異なる可能性が示唆された. 山岸ら(1999)は日本型水稻を中心とした多数の品種について穂の量的形質ならびに穂型を調査し, 主成分分析を行った結果, 穂の大きさの因子であり, 1穂総穎花数に対する因子負荷量が高い第1主成分と形の因子であり, 1次枝梗と2次枝梗の相対的な割合を示す第2主成分とを検出している. この節の結果から得たスケール要素と高次分枝要素それぞれに対し, 山岸ら(1999)が主成分分析から検出した第1主成分, 第2主成分をそれぞれ対応することができるかもしれない. し

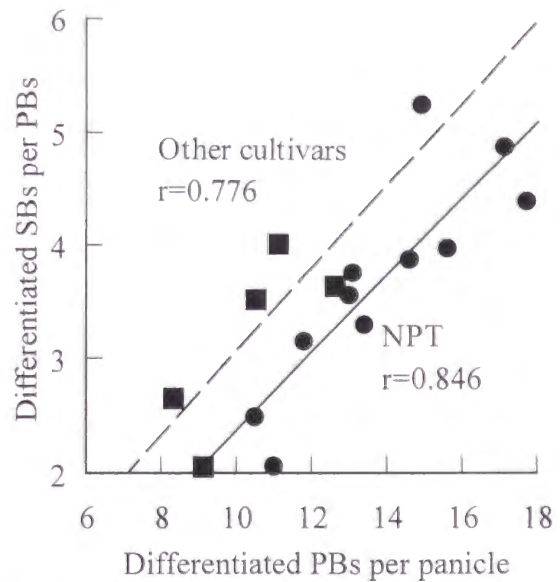


Fig. 8. The relationship between the number of differentiated secondary rachis-branches (SBs) per differentiated primary rachis-branches (PBs) and the number of differentiated PBs per panicle among 16 rice cultivars and lines. ● : New plant type, ■ : Other cultivars. Broken and solid lines indicate the regression lines of other cultivars and NPT, respectively.

かしながら山岸ら(1999)は第1主成分は1次枝梗関連形質よりも2次枝梗関連形質の関与が大きいと報告しており、1穂分化1次枝梗数で代表されるスケールと必ずしも一致するとはいえない。

到穂日数70-80日程度のNPTについては、IR72ほどに面積当たりの穎花数が確保できなかった。短い到穂日数では2次枝梗を十分に分化できるだけの節数(分化1次枝梗数)を確保できないからだと考えられた。従来、1穂穎花数を増加させるには2次枝梗数を増やすのが容易であり、1次枝梗数の増加による穎花数増加への寄与は小さいと考えられてきた。しかしながら、前節ならびにこの節の結果から2次枝梗を増やすには1次枝梗数を増加させる必要があることがわかった。しかも1次枝梗数は穂数が同じ程度の品種の間では到穂日数と高い正の相関が認められたので、穎花数を増やすにはある程度の栄養生長期間を要することが示唆された。Wada and Sta. Cruz(1989)は到穂日数と面積当たり分化穎花数に正の相関があることを指摘しており、この関係はNPTにおいても克服されていなかった。

第3節 摘要

1穂穎花数の多い品種であるNew plant type(NPT)やタカナリを含む多数の品種と系統を供試した圃場実験を行い、1穂に着生する分化1次枝梗数、分化2次枝梗数および穎花数を調査しその穂の着粒構造(穂型)を解析した。第1節では1穂穎花数の品種間差異ともたらず穂の構造の特徴をなるべく少数の要素の組合せで説明しようと試みた。中国地方の在来品種を含む8品種を供試した圃場実験(1995年松江)を行い、特に登熟の良否を左右する2次枝梗に着生する穎花の穂上分布に注目して、笹原ら(1982)の方法で穂型を調査した。第2節では1穂穎花数の多い品種であるNPTを含む16の品種と系統を供試した圃場実験(京都, 1998)を行い、分化1次枝梗数、分化2次枝梗数を調査し、この2つの形態的要素が1穂穎花数にどのように反映しているかを解析した。

- 1) 2次枝梗に分化した穎花数を穂軸節位別に数えることによって、穂軸の下位節ほど多く分化する品種(IR36, 南京11号, 水原258号)、中位節に多く分化する品種(アケノホシ)、中位および下位節に分化の多い品種(Arborio, 朝日, 日本晴, 雄町)の3つのタイプに穂型を分類できた。
- 2) アケノホシ以外の1穂分化穎花数の多い品種では下位節の2次枝梗に穎花が多く分化した。この増加した下位節の穎花は退化しやすかったので、ほとんどの品種で2次枝梗上の現存穎花は中位節で最も多くなった。
- 3) 1), 2)の穂型の解析結果から1穂穎花数を増加させる方法には以下の2つが認められた。
 - ① 穂全体の1次枝梗数を増加させることによって2次枝梗が分化できる節数を増やすもの(アケノホシ, 南京11号)

- 2) 同じ節位でも2次枝梗そのものの分化を増やすもの(水原258号, IR36)とがあった。
- 4) 1)から3)より1次枝梗を増やすことによって、穂全体を拡大し、分化2次枝梗数を増加させながら、下位から中位にかけての2次枝梗を退化させることによって相対的に登熟に有利な穂の上部の着粒を高めるのがイネの穂の構造からは容易であると推察した。
- 5) NPTの中には10万 m^2 を越す穎花を分化させる系統が2つあった。しかし、NPTの大部分はIR72とほぼ同等あるいはそれ以下の穎花しか分化させなかった。NPTの穎花退化率は6.5万 m^2 の穎花を分化させたものでは40%前後と相当に高かった。
- 6) NPTは密植にも関わらず、面積当たり穂数はIR72以下であり、一方、1穂当たり分化穎花数はほとんどのNPTで200を越し、1穂当たり分化1次枝梗数も13以上と多かった。
- 7) 穂の構造を要約すると到穂日数と関係が深く、穂の大きさを代表する1穂当たり分化1次枝梗数(スケール要素)と穂の分枝構造に関与するとみられる分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数(高次分枝要素)の2つとなった。

第2章 頂端分裂組織と1穂穎花数の関係

面積当たりの穎花数は面積当たり穂数と1穂穎花数の積であり、両者には通常、負の相関関係が認められる(松島 1957)。近年の多収品種の育種は無効分げつを少なくするために1穂穎花数の多い品種を育成する方向に努力が向けられてきた(Khush 1996, 石川ら 1999, 楠谷ら 1999)。このような多収品種は太い稈をもち(大川・石原 1992)、1穂穎花数は稈基第1伸長節間の太さと一般的には正の相関関係が認められている(松島 1957)ので、穂重型品種では穂首分化期において頂端分裂組織(AD)が大きいと予想される。実際、1穂穎花数の品種間差異をADの大きさから説明しようとした報告はいくつかみられる(福嶋 1999, 穆ら 2000)。さらに栽培的な観点では、分げつ数をあまり増やさないで、それぞれの茎を太く充実したものにして、1穂穎花数を多くしようとする稲作も提唱されるようになった(橋川 1996, 稲葉 1993)。N追肥や疎植によって栄養生長期の環境条件をよくするとADが大きくなり、このADを培養すると、培養前のADの大きさと培養して出現した葉身の大きさには正の相関関係がみられた(山崎 1963b, c)。このことから品種間だけではなく、同一の品種内における異なる栽培環境間でも穂首分化期のADの大きさと1穂穎花数に何らかの関係があると予想される。

被子植物の頂端分裂組織はtunica-carpus structure(外衣-内体構造, Lyndon 1998)で記述されることが多い。シダ植物では始原的な分裂細胞は1つしかなく、裸子植物でも被子植物のような構造は見られない。このことから高等な生殖器官である花を作る被子植物の頂端分裂組織の構造は花序などの構造の発達と関連があるのではないかと推察されている。水稻ではvegetative shoot apexからinflorescence apexへの移行について詳細な検討がなされている(武岡ら 1990)。栄養生長が進むにつれてADは高さが増すが、上位葉の発生期には高さはそれほど増加しないものの、著しく幅を増し、その後急激に高さを増し、幼穂へ移行する。ADの内部構造は栄養生長期にはtunicaの成層が増え、生殖生長期にはいと層数が減る。このようにADが幼穂原基に移行する時期にはその外部形態も内部構造も大きく変化するので、ADの形態と最終的に完成した穂の形態に間には何らかの関連があると予想される。

本章では生殖生長期におけるADと1穂穎花数ならびに前章で明らかになったその構成要素であるスケール要素(1穂分化1次枝梗数)・高次分枝要素(分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数)との関係を解析した。第1節では短日処理もしくはN処理によってその大きさを変えたADの基部直径と1穂穎花数およびスケール要素との関係を解析した。第2節では1穂穎花数の異なる数種のイネを供試し、ADの大きさと1穂穎花数およびスケール要素との関係を解析した。第3節では高次分枝要素の増加に顕著な効果のある穂首分化期頃のN施肥と幼穂原基の形態学的な形態との間の関連を考究した。

第1節 栄養生長期の環境条件を異にした頂端分裂組織の大きさと1穂穎花数の関係の解析

頂端分裂組織(AD)の大きさとそこから分化した器官との大きさあるいは数との関係については様々な研究がある。ブタクサ(*Ambrosia artemisiaefolia* var. *elatio*r)においては生育にともない、ADが大きくなり、葉原基がADを一回転する間に分化する葉の数が増えることによって葉序が変化する(Soma and Kuriyama 1970)。水稻においては葉身の幅および長さで栄養生長期におけるADの大きさとADの関係を山崎(1963b, c, d)は種々の条件で詳細に検討している。ADの基部直径は栄養生長初期には増加傾向が著しく、中期から後期にかけて弱まり、止葉形成の時に再び急激に増加した(山崎 1963b)。葉齢が進むにつれてADは大きくなり、それにともない、そのADから分化した葉身が完全に展開した大きさも大きくなった。さらにN施肥、疎植などの生育に好適な環境条件ではADの大きさが増すことを明らかにした(山崎 1963c, d)。以上のことおよびN施肥、疎植では1穂穎花数が増えることから、穂首分化期のADと1穂穎花数の関連が予想される。1穂穎花数の品種間差異についてADの大きさと関連づけた報告はいくつかみられるが(福嶋 1999, 穆ら 2000)、Nや栄養生長期間の長さなどの環境要因と結びつけた研究例は見あたらない。

この節では、生殖生長期初期のADの大きさと1穂穎花数の関係を明らかにするために、短日処理によって栄養生長期の長さを変える方法と栄養生長期の4段階のN処理による2つの方法でADの大きさを変えた。そして、穂首分化期のADの基部直径および高さで1穂穎花数の関係をスケール要素(1穂分化1次枝梗数)、高次分枝要素(分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数)のような形態的な要素と結びつけて解析した。

材料と方法

1. 栽培概要と処理方法

実験は2種類行った。

(1) 実験1 短日処理による栄養生長期の短縮によるADの縮小と1穂穎花数の関係

京都大学において日長感応性が比較的高く、1穂穎花数の多い品種であるアケノホシを用いてポット実験を行った。円形20粒で1/5000aワグナーポットに催芽粉を1998年5月23日に播種した(佐竹 1972)。毎週除げつし、主稈のみを育てた。3葉期まで圃場容水量で育て、その後は常時湛水とした。毎週、N、リン酸、カリを0.15g/potずつ液肥で与えた。N、リン酸、カリはそれぞれ硫酸アンモニウム、リン酸2水素ナトリウム、塩化カリウムを用いた。播種後9日間は自然日長で栽培し、その後短日処理開始まで幼穂分化しないように長日条件(16時間)とした。長日処理は60Wの白熱電球を2つ使って、午前4時から6時と午後6時から8時に行った。

長日条件下にあったアケノホシに処理時期の異なる4つの短日処理(10時間)を行った。短日処理は葉齢にして2葉おきに開始した。実際には葉齢5.0(SD1), 6.7(SD2), 9.0(SD3), 10.9(SD4)の時に短日処理を開始した(第9図)。短日処理は19~21日間、銀色のポリマルチを午後5時から翌朝7時までかぶせることによって行った。短日処理で遮光したときに気温の調節は行わなかった。短日処理終了後は自然日長下で生育させた。

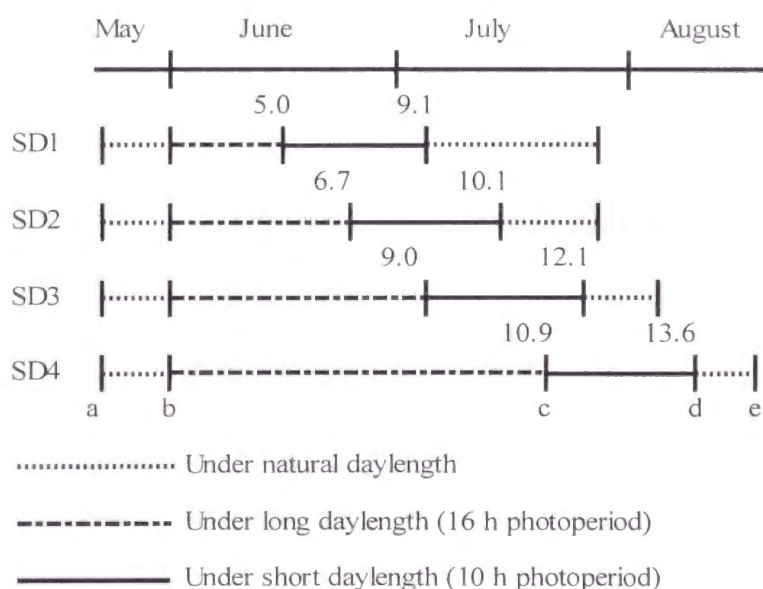


Fig. 9. Time courses of long and short day treatments given to Akenohoshi at different growth stages.

a: sowing date, b: start of long day treatments (16h), c: start of short day treatments (10h), d: end of short day treatments, e: heading.

The numbers in the figure indicate plant age in leaf number at the start and at the end of the short day treatments.

(2) 実験2 栄養生長期の窒素処理によるADの大きさと1穂穎花数の関係

1999年に島根大学生物資源科学部において穂数型の日本晴と穂重型のアケノホシの2品種を供試して、ポット実験を行った。円形20粒で1/5000ワグナーポットに催芽粉を日本晴は5月30日に、アケノホシは6月9日に播種した。施肥を除いては実験1と同様に栽培した。4段階のN処理を日本晴は6月19日~7月17日、アケノホシは6月26日~7月24日に行った(第7表)。1区につき10ポットを割り当てた。

2. 顕微鏡観察のための準備

5-10本の主稈を実験1では2日おきに、実験2では毎日、栄養生長期の終わりから穎花分化始期までの約10日間行った。サンプリングの時に葉齢を調査した。根を切除し、ADを含むシュートを約3cm切り取った。この切片はFAA液につけて、保存した。その後、n-ブタノールとエタノールによって脱水した(中村・柄澤 1995)。切片はパラフィン包埋後、連続縦断切片(厚さ約10μ

m)を作成した。連続切片は0.05%トルイジンブルー0で染色し、光学顕微鏡下で接眼ミクロメーターでその基部直径と高さを測定した。この切片は幼穂の発育段階の判定にも使用した。

ADの大きさの推移はのこぎりの刃状である (Lyndon 1998, 山崎 1963b)。すなわち各プラストクロンの始めに最小値をとるが、徐々に大きくなり、各プラストクロンの終わりに新しい原基が分化する結果、ADの大きさは最大値から最小値へと不連続に小さくなる。したがって、ADの大きさを正確に測定するには原基分化直後の最小値を測るのが最もよい。本実験ではすべての個体の葉齢を毎週調査し、できる限り平均的な個体を用いることと、葉の抽出の開始と原基の分化との同調性(山崎 1963a)の2つを用いてできるだけ正確なサンプリングを心がけた。

3つの幼穂発育段階(穂首分化期、1次枝梗分化期、2次枝梗分化期)を松島・真中(1956)とXu and Vergara(1986)に基づいて決めた。穂首分化期は第1苞が観察された時期とした。1次枝梗分化期は苞原基増加期を含め、第2苞の分化から最初の2次枝梗分化までの期間とした。2次枝梗分化期は最初の2次枝梗の分化から頂端での穎花の分化開始までとした。

3. ADの大きさと穂の量的形質の測定

栄養生長期の終わりおよび穂首分化期でのADの基部直径および高さの測定は山崎(1963b)にしたがった(第10図)。各ADの全連続切片を観察し、基部直径と高さの最大となる切片(通常は中央断面図)を測定対象とした。第2苞の分化後は、第1苞より内側を測定することによって、幼穂の大きさの変化を継続して追跡した(第11図)。1次枝梗が伸長し始めると、幼穂の対称性が失われ、構造が複雑になるので、2次枝梗分化期ではこの方法により必ずしも中央断面図が測定できるわけではなかった。

出穂期に穂の量的形質の測定のために各区50本以上の穂をサンプリングし、止葉長、穂長、穂軸長(実験2のみ)、主稈総葉数、分化穎花数、分化1次枝梗数、分化2次枝梗数を測定した。止葉長は止葉の葉身部分の長さ、穂長は穂首節から穂の先端までの長さ、穂軸長は穂首節から先端の1次枝梗の基部(生長点痕跡)までの長さとした。分化穎花数は現存穎花数と退化穎花数の和とし、退化穎花数は退化痕跡をルーペもしくは実体顕微鏡で拡大して数えた。退化痕跡の追跡方法は松島・真中(1956)を参考にした。分化1次枝梗数、分化2次枝梗数も同様に数えた。

Table 7. The application rates (g/pot per week) of nitrogen, phosphorus, and potassium during the vegetative stage given to two rice cultivars (Akenohoshi and Nipponbare).

Treatment	N	P ₂ O ₅	K ₂ O
1/2N	0.075	0.15	0.15
1N	0.150	0.15	0.15
2N	0.300	0.15	0.15
4N	0.600	0.15	0.15

Nitrogen was applied with ammonium sulfate, phosphorus with sodium biphosphate, and potassium with potassium chloride. Solution was applied weekly.

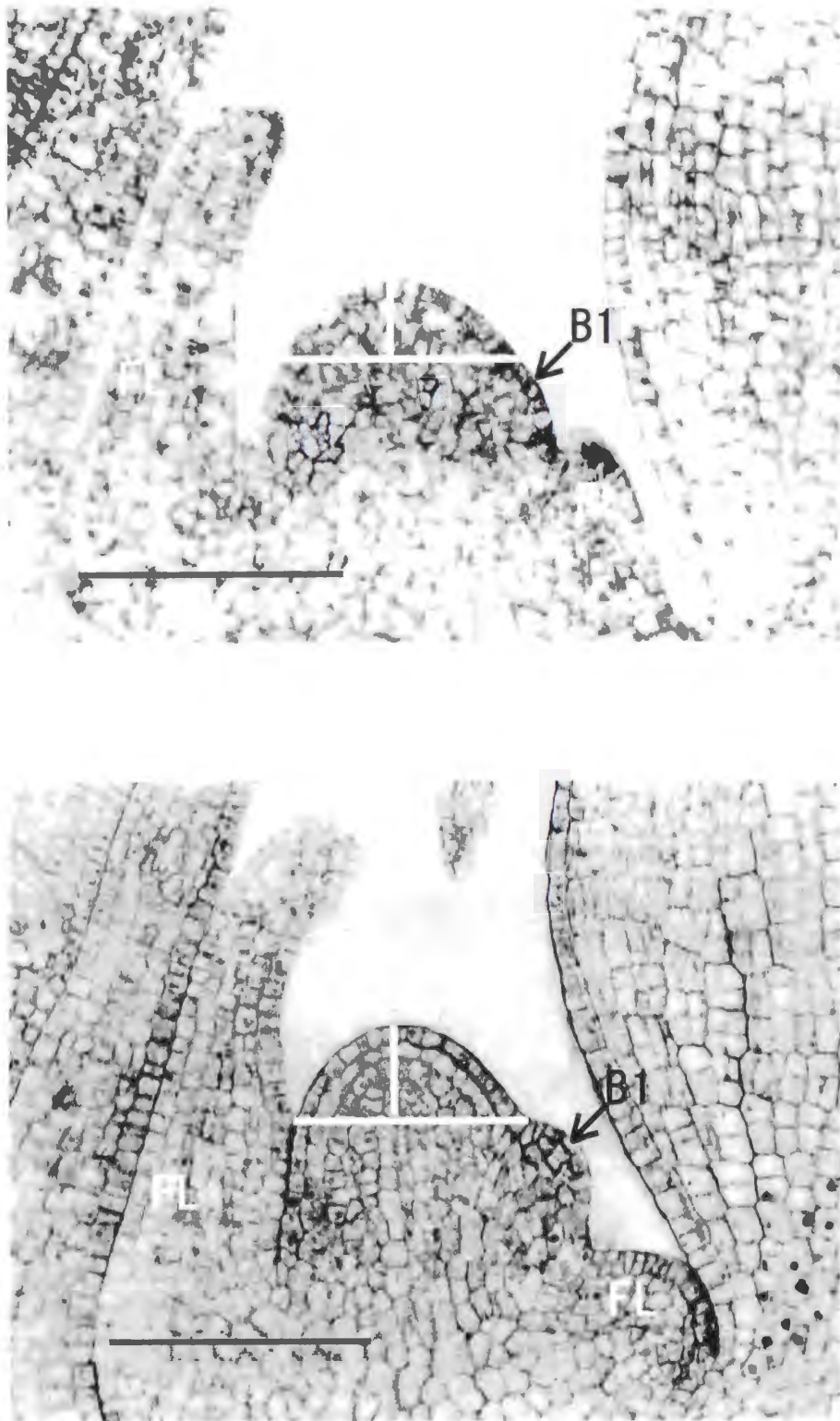


Fig. 10. Measurement of the diameter and the height of the apical domes in the vegetative stage and the neck-node differentiation stage.

The white, horizontal lines indicate the diameter of the apical dome. The white, vertical lines indicate the height of the apical dome. The black bars indicate $100\ \mu\text{m}$. B1 is the first bract at the neck node. FL is the primordium of a flag leaf.

The upper figure is just at the onset of a new primordium differentiation. The lower figure is when a new primordium is easily observed.

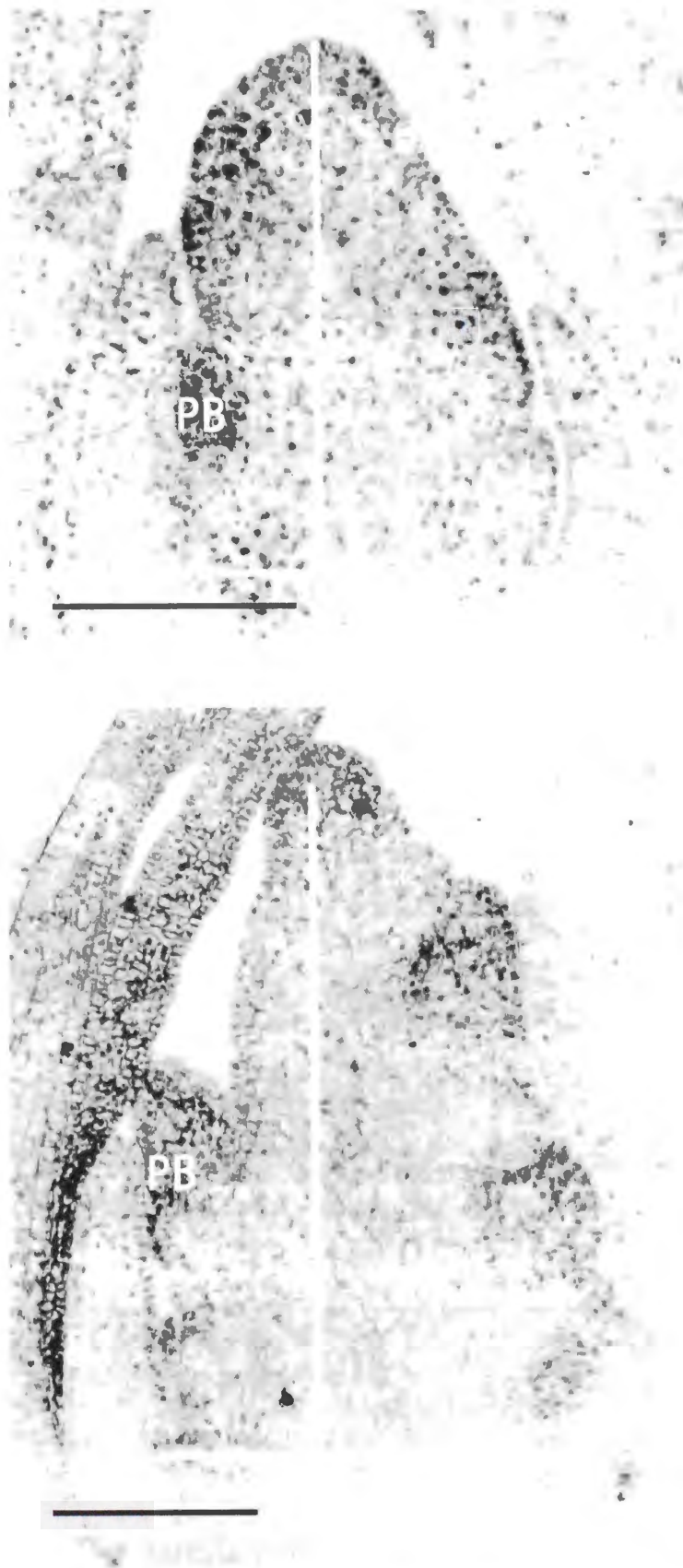


Fig. 11. Measurement of the diameter and the height of the apical domes after the differentiation of the second bract.

The white, horizontal lines indicate the diameter of the apical dome. The white, vertical lines indicate the height of the apical dome. The black bars indicate 100 μ m. B1 is the first bract at the neck node. PB is the primordium of a primary rachis-branch.

The upper figure shows an apical dome at the primary rachis-branch differentiation stage. The lower figure shows an apical dome at the secondary rachis-branch differentiation stage.

4. 葉緑素値とシュート窒素含有率の測定(実験2)

実験2では穂首分化期前後、1週間おきに4～5回、完全展開第1, 2, 3葉についてミノルタ SPAD502を用いて、中肋を避けて、葉身中央部における葉緑素値 (SPAD) を測定した。穂首分化期 (日本晴7月25日, アケノホシ8月1日) と出穂期に各ポットから2～3個体ずつサンプリングし、8 0℃48時間以上通風乾燥して、シュート乾物重を測定した。このサンプルを粉碎して、セミクロケルダール法でシュートN含有率を測定した。

結果

1. 実験1の結果

(1) 短日処理が穂の発育に及ぼす影響

短日処理の開始が早くなるほどアケノホシの栄養生長期間は短くなった(第8表)。最も短日処理の早い処理 (SD1) では平均すると6月29日に穂首分化し、栄養生長の長さは37日だった。一方、最も短日処理の遅い区 (SD4) では7月27日に穂首分化し、栄養生長期の長さは65日だった。

短日処理が遅いほど穎花分化始期から出穂期までの期間が短くなった(第8表)。しかしながら、分化穎花数に最も重要な時期である穂首分化期から穎花分化始期までの期間は6日で処理の影響を受けなかった。

Table 8. The dates at which rice attained the respective panicle developmental stages and the durations of vegetative and reproductive stages.

Treatment	PI**	ESP***	Heading	Vegetative durations (days)	Reproductive durations (days)
SD1*	June 29 (37)	July 5 (43)	July 28 (66)	37	29
SD2	July 3 (41)	July 9 (47)	July 28 (66)	41	25
SD3	July 11 (49)	July 17 (55)	August 5 (74)	49	25
SD4	July 27 (65)	August 2 (71)	August 18 (87)	65	22

Values in parentheses indicate days after sowing.

* Abbreviations for the treatments are explained in Fig. 9.

** The panicle initiation stage when neck-node differentiation was detected.

*** The early stage of spikelet differentiation.

(2) 頂端分裂組織の大きさ

同じ処理区の個体でも穂首分化期に到達した時期は10日程度のばらつきがみられた。例えば、SD1で最も早くあるいは遅く穂の分化した日はそれぞれ6月23日と7月3日であった。穂首分化期以降、ADの大きさは急速に拡大した。同じ発育段階でADの大きさを比較するためにすべてのパラフィン切片を4つの発育段階に分類した、すなわち、穂首分化期前の7日間に相当する栄養生長期後期、穂首分化期、1次枝梗分化期、2次枝梗分化期である。そして同じ発育段階にある切片についてADの基部直径と長さを求めた(第9表)。いずれの発育段階においても栄養生長期

が短くなるにつれてADの基部直径は小さくなった。SD1では穂首分化期前の7日間ではADの基部直径は71.5 μ mであり、SD4では35%大きくなった。穂首分化期において、SD1とSD4の基部直径の比は1.33であった。この結果から栄養生長後期から穂首分化期にかけてはADの基部直径は比例的に大きくなることが示唆された。穂首分化期以後になると、SD4の基部直径は急速に大きくなり、SD4の基部直径のSD1のそれに対する比は1.88となった。2次枝梗分化期になるとその比は1.30と小さくなった。

穂首分化期までは栄養生長期の長さやADの高さの間には関係が認められなかった。穂首分化期以後はADの高さは急速に大きくなり、栄養生長期の長いほどADの高さも大きくなった。SD4のADの高さはSD1に比べて1次枝梗分化期で111%、2次枝梗分化期で19%大きくなった。

Table 9. The effects of short day treatments on the dimensions of apical domes at four developmental stages.

Measurements	Treatment	VGS*	PI**	PB***	SB****
Diameter (μ m)	SD1	71.5 \pm 2.6 a	79.5 \pm 4.0 a	97.8 \pm 11.4 a	183.9 \pm 23.3 a
	SD2	87.4 \pm 0.0 b	82.2 \pm 5.1 a	130.1 \pm 16.8 a	221.1 \pm 24.4 a
	SD3	79.7 #	No data	144.8 \pm 18.7 a	192.2 #
	SD4	96.6 \pm 3.1 b	106.0 \pm 5.7 b	183.8 \pm 12.3 a	238.7 \pm 9.3 a
Height (μ m)	SD1	47.5 \pm 7.0 a	64.1 \pm 6.7 a	114.1 \pm 20.0 a	338.9 \pm 9.0 a
	SD2	43.7 \pm 2.6 a	66.8 \pm 18.0 a	159.0 \pm 30.2 a	396.8 \pm 28.4 a
	SD3	51.4 #	No data	170.1 \pm 38.4 a	359.6 #
	SD4	40.1 \pm 3.3 a	50.8 \pm 8.6 a	240.4 \pm 26.8 b	403.0 \pm 31.0 a

* This stage spans seven days preceding neck-node differentiation.
 ** This stage is the neck-node differentiation stage (panicle initiation stage).
 *** This stage consists of the bract increasing stage and the primary rachis-branch differentiation stage.
 **** This stage spans the beginning of basal secondary rachis-branch differentiation and just before spikelet differentiation on a distal primary rachis-branch.
 # Data number was one and was excluded from statistical analysis.
 Each value shows mean \pm standard error.
 Means within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% level among the treatments with Tukey HSD test.

(3) 穂の量的形質に及ぼす短日処理の影響

栄養生長期が短いほど主稈総葉数は減った(第10表)。SD1の主稈総葉数は11.4、それに対しSD4のそれは3枚多かった。短日処理の始めにSD1とSD4の葉齢の差は5.9あった(第9図)。幼苗期のイネはほとんど日長感応性がないので、SD1では短日処理による幼穂分化の誘導に他の処理よりも長い日数を要したからであった。栄養生長期の長さは止葉長、穂長のどちらとも関係が認められなかった。しかしながら、止葉長と穂長には $r=0.932$ という高い正の相関関係が認められた。

分化1次枝梗数は栄養生長期が短くなるにつれ、少なくなった(第11表)。SD4の分化1次枝梗数

は10.0でSD1のそれより41%多くなった。このことから栄養生長期が長くなり、ADの基部直径の大きくなった主稈はより多くの1次枝梗を分化させたことがわかった。SD4では分化2次枝梗数と分化穎花数が最も多くなったが、栄養生長期の長さとは分化2次枝梗数、分化穎花数の間には明確な関係は認められなかった。SD2とSD3では1次枝梗をそれぞれ7.4、8.5と分化させたが、SD1よりも分化2次枝梗数と分化穎花数は少なかった。分化穎花数は分化1次枝梗数より分化2次枝梗数とより高い正の相関関係にあった。

Table 10. The effects of short day treatments on morphological characteristics at heading in Exp. 1.

Treatment	Total leaf number of the main culm	Panicle length (cm)	Flag leaf blade length (cm)
SD1	11.4 ± 0.1 a	18.7 ± 0.4 a	25.0 ± 0.9 a
SD2	11.8 ± 0.0 b	17.6 ± 0.1 b	21.4 ± 0.4 b
SD3	12.9 ± 0.0 c	16.7 ± 0.1 c	21.4 ± 0.4 b
SD4	14.4 ± 0.1 d	19.4 ± 0.1 a	28.8 ± 0.6 c

Each value shows mean ± standard error.

Means within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% level among the treatments with Tukey HSD test.

Table 11. The effects of short day treatments on the numbers of differentiated spikelets, primary rachis-branches (PBs), and secondary rachis-branches (SBs) in Exp. 1.

Treatment	Differentiated spikelets	Differentiated PBs	Differentiated SBs
SD1	111.9 ± 3.9 a	7.1 ± 0.1 a	21.1 ± 0.7 a
SD2	97.3 ± 2.2 b	7.4 ± 0.1 a	17.7 ± 0.5 b
SD3	93.3 ± 1.4 b	8.5 ± 0.1 b	15.5 ± 0.3 c
SD4	122.6 ± 2.7 c	10.0 ± 0.1 c	21.9 ± 0.5 a

Each value shows mean ± standard error.

Means within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% level among the treatments with Tukey HSD test.

2. 実験2の結果

(1) 窒素処理の影響

栄養生長期のN施用量を変えることにより穂首分化期前10日間において高N処理区ほど完全展開第1－3葉いずれもSPADが高くなる傾向にあった(完全展開第2葉について第12図)。栄養生長期のN処理によって穂首分化期におけるシュートN含有率は段階的に増加した。日本晴前期1/2N区のN含有率は22.1mg/gであったのに対し、4N区では43.6mg/gになった。アケノホシでも1/2N区の21.0mg/gに対し、4N区では39.8mg/gとなった(第13図)。

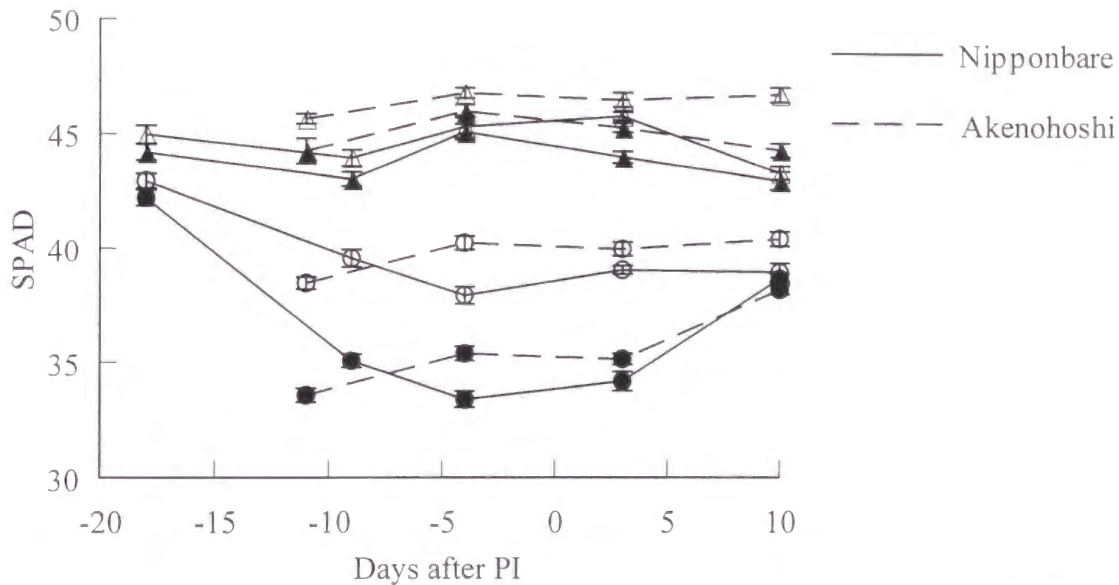


Fig 12. The time course of SPAD values measured by a chlorophyll meter of the penultimate fully-expanded leaves among different nitrogen applications during the vegetative stage in two rice cultivars (Nipponbare, solid line; Akenohoshi, broken line).
 ● : 1N, ○ : 2N, ▲ : 4N, △ : 8N. Bars indicate standard errors (n=10).

(2) 頂端分裂組織の大きさ

栄養生長期におけるN含有率の増加にともない、穂首分化期直前におけるADの基部直径は大きくなった(第13図)。穂首分化期直前のADの基部直径は、日本晴前期1/2N区で85 μ mであったのに対し、4N区では88.8 μ mと約4.5%大きくなり、アケノホシでも1/2N区で90.1 μ m、4N区で98.4 μ mと約9.2%大きくなった。栄養生長期のN栄養条件をよくすることによって、葉を分化している途中の栄養生長期におけるADの基部直径を大きくした山崎(1963c)の結果と同様であり、今回は栄養生長期のN条件をよくすると引き続き生殖生長期においてもADの基部直径を大きくできた。しかしながら穂首分化期のN含有率はADの高さに対してはほとんど影響しなかった(第14図)。

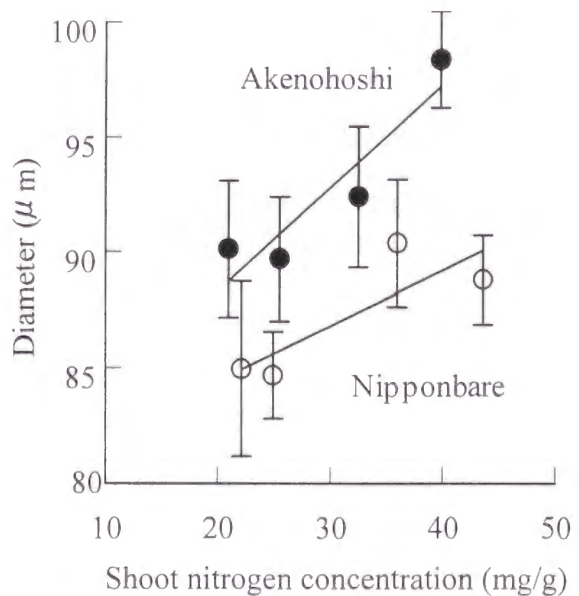


Fig. 13. The relationship between the diameter of apical domes and shoot nitrogen concentration at panicle initiation among different nitrogen applications during the vegetative stage in two rice cultivars (Nipponbare, ○; Akenohoshi, ●). Bars indicate standard errors (n=10).

(3) 穂の量的形質に及ぼす栄養生長期の窒素処理の影響

栄養生長期のN処理は両品種ともに出穂期にはほとんど影響しなかった(第12表)。主稈総葉数はN施肥量の多い区ほど多くなる傾向にあった。特にアケノホシでは1/2N区に比べ、4N区では約10%主稈総葉数が増加した。アケノホシでは分化1次枝梗数がN施肥の増加につれて多くなったけれども、止葉長、穂長のいずれにもN処理の影響は両品種ともに認められなかった。アケノホシの穂軸長はN施肥の増加にともない長くなった。

穂首分化期直前のADの基部直径が大きくなると、アケノホシでは1穂分化1次枝梗数が増加した(第15図)。アケノホシ1/2N区では1穂分化1次枝梗数は9.64であったのに対し、4N区では11.63と約

20%増加した。その結果、アケノホシでは1穂分化2次枝梗数(第16図)、1穂分化穎花数(第17図)ともにADの基部直径の増加にともなう1穂分化1次枝梗数の増加につれて増加した。しかしながら日本晴ではADの基部直径と1穂分化1次枝梗数(第15図)には関係がほとんど認められなかつ

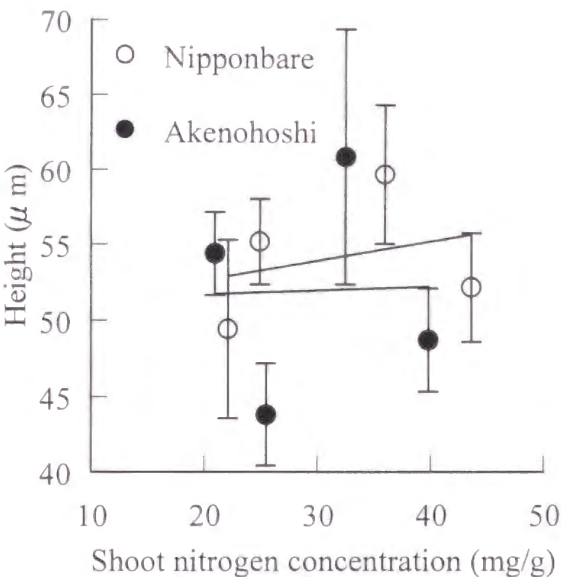


Fig. 14. The relationship between the height of apical domes and shoot nitrogen concentration at panicle initiation among different nitrogen applications during the vegetative stage in two rice cultivars (Nipponbare, ○; Akenohoshi, ●). Bars indicate standard errors (n=10).

Table 12. The effects of nitrogen treatments during the vegetative stage on heading date and morphological characteristics of panicles and leaves.

Cultivars	Treatment	Heading date	Total leaf number	Flag leaf length (cm)	Panicle length (cm)	Rachis length (cm)
Nipponbare	1/2N	Aug. 27	15.2 ± 0.2 a	26.7 ± 0.5 b	20.0 ± 0.2 a	14.5 ± 0.2 a
	1N	Aug. 26	15.3 ± 0.1 ab	27.1 ± 1.0 b	20.2 ± 0.2 a	14.3 ± 0.3 a
	2N	Aug. 27	15.6 ± 0.1 ab	23.6 ± 0.6 a	19.5 ± 0.2 a	13.6 ± 0.3 a
	4N	Aug. 29	15.8 ± 0.1 b	27.2 ± 0.7 b	19.9 ± 0.3 a	13.9 ± 0.2 a
Akenohoshi	1/2N	Sep. 1	13.9 ± 0.1 a	27.2 ± 0.7 a	21.8 ± 0.3 a	15.1 ± 0.2 a
	1N	Sep. 1	14.0 ± 0.0 a	29.8 ± 0.8 a	22.1 ± 0.3 a	15.4 ± 0.2 ab
	2N	Aug. 30	14.2 ± 0.1 a	28.8 ± 0.8 a	22.4 ± 0.2 a	15.9 ± 0.2 ab
	4N	Sep. 2	15.0 ± 0.1 b	27.6 ± 0.9 a	21.9 ± 0.3 a	16.1 ± 0.2 b

Each value shows mean ± standard error.
Means within a column in the same cultivar followed by the same letter are not significantly different at 5% level among the treatments with Tukey HSD test.

た. その結果, ADの基部直径および1穂分化1次枝梗数と1穂分化2次枝梗数(第16図)および1穂分化穎花数(第17図)との間の関係はほとんど認められなかった. 1穂穎花数の多い品種であるアケノホシの方がADの基部直径は大きかった.

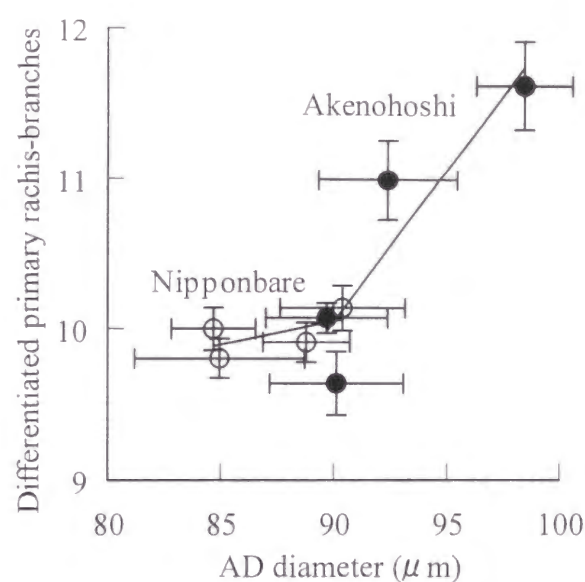


Fig. 15. The effect of apical dome diameter at panicle initiation on the number of differentiated primary rachis-branches per panicle among different nitrogen applications during the vegetative stage in two rice cultivars (Nipponbare, ○; Akenohoshi, ●). Bars indicate standard errors (n=10).

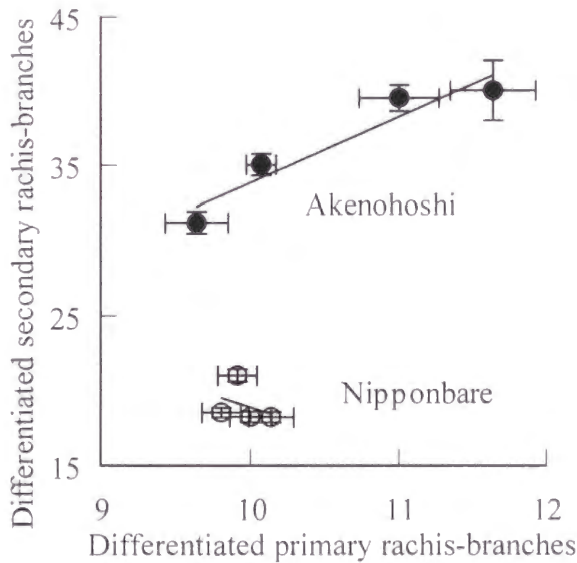


Fig. 16. The relationship between the numbers of differentiated secondary and primary rachis-branches per panicle among different nitrogen applications during the vegetative stage in two rice cultivars (Nipponbare, ○; Akenohoshi, ●). Bars indicate standard errors (n=10).

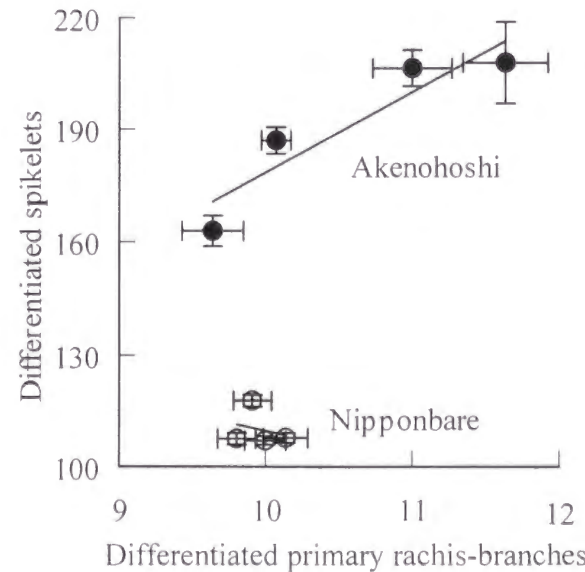


Fig. 17. The relationship between the numbers of differentiated secondary and primary rachis-branches per panicle among different nitrogen applications during the vegetative stage in two rice cultivars (Nipponbare, ○; Akenohoshi, ●). Bars indicate standard errors (n=10).

考察

実験1から短日処理を遅らせて栄養生長期を長くすると穂首分化期におけるADの基部直径が大きくなり、その結果、1穂分化1次枝梗数が増加することが示された。さらに実験2でもアケノホシにおいては栄養生長期の高N処理によって、穂首分化期におけるADの基部直径が大きくなり、その結果、1穂分化1次枝梗数が増加した。このように穂首分化期のADの基部直径は前章で1穂穎花数に関与する要素の一つであるスケール要素(1穂分化1次枝梗数)とかなり密接な関係があることが示唆された。ある器官が分化したときのADの基部直径とイネの地上部器官の最終的な大きさあるいは数の間に関係があることがいくつかの研究から示されている(山崎 1963b, c, d, 福嶋 1999)。山崎(1963b)は葉齢が進むにつれて主稈のADの基部直径が大きくなり、それと比例的に葉身の幅も大きくなることを示した。しかしながら本研究では穂首分化期のADの大きさと止葉長には関係が認められなかった。葉の最終的な大きさはADの大きさだけでなく、葉身の発育する時期の環境要因の影響も受けるからだと考えられる(山崎 1963c)。

1穂に分化する1次枝梗数がADの基部直径の増加とともに増えるという本実験の結果は1穂穎花数の品種間差異をADの基部直径から説明した既報(山岸ら 1992, 福嶋 1999)と一致した。しかしながら穂首分化期のADの基部直径から1穂穎花数の品種間差異は十分には説明できないとする報告(山岸ら 1996)もみられる。水稻のポテンシャルシンクサイズ(分化穎花数と一粒重の積)は生育期間の長さと正の相関関係にあり(Wada and Sta. Cruz 1989, 1990), 松葉(1991)は穂首分化期のADの大きさが理論的に可能な最大分化穎花数を支配する分化1次枝梗数を決定すると考えている。生長期間が短いと吸収できるN量も減少するけれども(Wada and Sta. Cruz 1989, 1990), 早生品種の収量ポテンシャルの小さい理由の一つとして短い栄養生長期間による小さいADの関与も可能性がある。

それではADの基部直径あるいは体積(穆ら 2000)が1穂分化1次枝梗数にどのように関与するのであろうか。1次枝梗はADのcorpusのflank部から並側分裂(periclinal division)によって分化すること(清水ら 1968)からcorpus domeの基部の周囲長あるいは周囲長と比例するcorpusのflank部の細胞数が1次枝梗の分化する領域の大きさと関与するのかもしれないが、想像の域を超えない。しかしながら、栄養生長期のN処理はtunicaの層数を増やす(清水 1960a)ので、AD自体は大きくなるが、corpusは相対的に小さくなるので、この点で矛盾する。

実験2における高N処理区では葉の展開速度が高かったもので、おそらく栄養生長期におけるADでの細胞分裂速度も高かったものと推察される。高い細胞分裂速度はADの発達に有利かもしれない。N処理はジベレリンやサイトカイニンなどの植物生長調節物質の活性を高め、細胞分裂速度を速めるとされる。ロゼット植物では茎の伸長に先立ち、ジベレリンがADの細胞分裂を活性化させる(Sachs 1965)。ジベレリンによって細胞分裂活性を高くした*Xanthium*においてADの大

きさが2倍になった(Maksymowychら 1976)ことから細胞分裂活性を高めることによってADを大きくできるのかもしれない。

アケノホシではADの基部直径は栄養生長期のN処理で約10%大きくなったが、日本晴ではほとんど大きくなり、1穂分化1次枝梗数はN処理の影響を結局ほとんど受けなかった。日本晴のADの方がアケノホシのそれ小さくなったのは、母茎のADから新しい葉原基が分化するときに分けつのADに分配される細胞数が多いためかもしれない。実験2では分けつをすべて切除したので、分けつ発生は抑制されなかったものと考えられる。しかしながら、密播によって分けつを抑制しても分けつ芽の大きさは変わらなかったこと(花田 1977)、および分けつのADは葉原基の葉縁部に分化し(星川 1975)、直接的に母茎のADから分けつのADが分かれるのではない事実から考えると、主茎と分けつの間の細胞分配率に品種間差異があるとはあまり考えられない。

ADが大きいと種々の物質の吸引力が大きくなる可能性もある。花成にともない、ADの呼吸速度が増し、ADには種々の高分子化合物が合成、集積される(Lyndon 1998)。日本晴では分けつのADの吸引力が相対的に大きく、そのことが穂数型の要因となっているのかもしれない。

いくつかの要因が穂の量的形質に関与するであろう。この実験で示されたようにADの大きさもその要因の一つであろう。特にADの基部直径は第1章で1穂穎花数に関与する要素の一つと解析したスケール要素(1穂分化1次枝梗数)と強い関係にあった。しかしながらN、炭水化物、植物生長調節物質も穂の量的形質に関与すると推察される(和田 1969, 松葉 1991)。本研究では葉齢の調査と葉の抽出と原基分化の同調性からできるだけ正確なサンプリングを心がけたけれども、ADの大きさの測定を十分に高い精度で行うことはできなかった。穂の量的形質に対してADの大きさ、N、炭水化物、植物生長調節物質の組合わさった効果を解析するためにはもっと精度のよいサンプリングが求められる。例えば穆ら(2000)は分化した苞原基の細胞層を1~5に限定してADの基部直径を測定している。

本研究では穂首分化期のADの大きさと高次分枝要素や1穂分化穎花数との間には関係が認められなかった。一方、分化穎花数は生殖生長期前期のN栄養と深いつながりのあることが示されている(和田 1969, Hasegawaら 1994)。こうした研究から、穂首分化期のADの大きさはスケール要素に関与し、その結果、1つの穂に理論的に分化可能な最大穎花数を決めると考えられるが、実際の分化穎花数あるいは現存穎花数は穂の発育する時期の栄養条件、とくにN条件に支配されると考えられる。

第2節 頂端分裂組織の基部直径の品種間差異と1穂穎花数の関係

前節で、短日処理の遅延によって栄養生長期を延長する処理と栄養生長期の高N処理の2つの方法によって、穂首分化期でのADの基部直径を増大させ、その結果、遺伝的な支配が強いと考えられる1穂分化1次枝梗数が増加することを示した。しかしながら分化1次枝梗数の増加は分化穎花数の増加に必ずしも結びつかなかった。

山岸ら(1992)は1穂穎花数の品種間差異を发育途中の幼穂基部直径と第1節間直径の2つと関連づけた。松葉(1991)は穂首分化期のADの基部直径が理論的に分化可能な1穂1次枝梗数を決定すると推察している。実際に数品種について1穂穎花数とADの大きさを比較した研究では明確な関係の得られた場合とそうでなかった場合とがあった。山岸ら(1996)は栄養生長期後期においては1穂穎花数の多い品種であるアケノホシと1穂穎花数の少ない品種である日本晴の間にADの大きさと細胞数には差がなく、幼穂分化期以降にアケノホシの幼穂の体積と細胞数が急速に増加することから、ADの大きさよりも細胞分裂活性の方が1穂穎花数の品種間差異に関与すると考察した。一方、福寫(1999)、穆ら(2000)は穂首分化期のADの基部直径あるいは体積が1穂分化1次枝梗数と密接な関係にあり、そのことが1穂穎花数に大きく影響していると報告している。

近年、IRRIが開発しているNew plant type(NPT)は1穂穎花数が著しく多いこと、稈が太いことが特徴である。このことはNPTにおいてもADの基部直径が大きいこと、さらにそれに基づいて1穂穎花数が多くなっていることを予想させる。この節では日本で育成された1穂穎花数の多い品種であるアケノホシとタカナリをNPTと一緒に比較することによって、1穂分化穎花数、分化1次枝梗数の品種間差異を穂首分化期前後のADの基部直径の差異から説明できないかを検討した。

材料と方法

基準品種としてコシヒカリ、1穂穎花数の多い品種として日本で育成されたアケノホシ、タカナリとIRRIで育成されたIR66158-38-3-2-1、IR65600-127-6-2-3(以下この2系統をNPT-A、NPT-Bとする)を供試した。1998年5月29日に京都大学京都農場において、円形20粒で1/5000aワグナーポットにコシヒカリ、アケノホシ、タカナリを、6月2日にNPT-A、NPT-Bを播種した。毎週除げつし、主稈のみを育てた。3葉期まで圃場容水量で育て、その後は常時湛水とした。毎週、N、リン酸、カリを0.15g/potずつ液肥で与えた。N、リン酸、カリはそれぞれ硫酸アンモニウム、リン酸2水素ナトリウム、塩化カリウムを用いた。

葉齢を毎週測定し、穂首分化期直前にADの基部直径と高さを、出穂期に1穂分化1次枝梗数、分化2次枝梗数、分化穎花数、穂長、止葉長、主稈総葉数を測定した。調査方法は前節と同様である。

結果

1. 穂の量的形質の品種間差異

コシヒカリ以外の品種と系統では1穂分化穎花数が200を越えた(第13表)。最も1穂分化穎花数の多いのはNPT-Aで355.7とコシヒカリの4.4倍の穎花を分化した。1穂分化1次枝梗数もコシヒカリの8.5に対し、他の4系統は10以上、NPTは15以上と多かった。1穂分化2次枝梗数もコシヒカリに比べ、他の4系統は多かった。とくにNPT-Aはコシヒカリの6.0倍の72.2の2次枝梗を分化させた。

穂長はコシヒカリが最も短かったが、1穂穎花数の最も多かったNPT-A(26.4cm)よりタカナリの方が11%長い29.4cmとなり、必ずしも1穂穎花数や分化1次枝梗数と穂長の間には並行的な関係はなかった。1穂穎花数の特に多いNPTの2系統の穂長が比較的短かった結果、粒着密度はこの2系統が極めて高く、13粒/cm以上とコシヒカリの3倍以上となった。

Table 13. Varietal differences in the numbers of differentiated spikelets, differentiated primary rachis-branches (PBs), and differentiated secondary rachis-branches (SBs), panicle length and grain density defined as the ratio of the number of differentiated spikelets to the corresponding panicle length.

Cultivar	Differentiated spikelets	Differentiated PBs	Differentiated SBs	Panicle length (cm)	Grain density (/cm)
Takanari	291.8±11.9 a	11.5±0.2 a	51.9±2.1 a	29.4±0.5 a	9.85±0.26 a
Koshihikari	80.0± 0.9 b	8.5±0.1 b	12.0±0.2 b	18.2±0.1 b	4.39±0.06 b
Akenohoshi	203.1± 7.3 c	10.1±0.2 c	38.5±1.2 c	22.9±0.2 c	8.84±0.28 a
NPT-A	355.7±15.0 d	15.5±0.3 d	72.2±2.8 d	26.4±0.5 d	13.45±0.47 c
NPT-B	328.9± 7.4 ad	15.6±0.3 d	69.2±1.8 d	24.9±0.3 e	13.25±0.33 c

NPT-A and NPT-B are IR66158-38-3-2-1 and IR65600-127-6-2-3, respectively.
Each value shows mean ± standard error.
Means within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% level among the treatments with Tukey HSD test.

2. 発育段階および頂端分裂組織の大きさの品種間差異

タカナリ、コシヒカリ、アケノホシの3品種の穂首分化期と出穂期はほぼ同じだったが、NPT2系統はそれらよりも発育が遅く、NPT-Aでは出穂は9月27日とかなり遅かった。さらに穂首分化期から出穂期までの生殖生長期の長さはタカナリ、コシヒカリ、アケノホシでは30日程度だったのに対し、NPTでは40日以上となった(第14表)。

穂首分化期直前のADの基部直径はNPT2系統で他の3品種よりも大きくなった。コシヒカリの87.4 μmに対して、NPT-AとNPT-Bでそれぞれ99.2 μm, 104.9 μmとコシヒカリより13%以上大きくなった。しかし、コシヒカリの2倍以上穎花を分化させたタカナリ、アケノホシのADの基部直

径はコシヒカリのそれとほとんど変わらなかった。前節で穂首分化期のAD基部直径と1穂分化1次枝梗数の間には密接な相関関係が認められたが、5品種を比較した本実験では、分化1次枝梗数がコシヒカリの1.8倍程度分化するNPT2品種ではかなり大きくなったが、タカナリ、アケノホシではコシヒカリとほとんど変わらなかった。ADの高さはコシヒカリで最も高い58.5 μ mとなり、一方タカナリ、NPT-Aでそれぞれ36.8 μ m, 37.5 μ mと低くなった。

Table 14. Varietal differences in developmental stages and the diameter and height of apical domes (ADs).

Cultivar	The date of panicle initiation	Heading date	AD diameter (μ m)	AD height (μ m)
Takanari	July 21	August 26	86.5 \pm 3.4 a	36.8 \pm 3.4 a
Koshihikari	July 20	August 15	87.4 \pm 6.3 a	58.5 \pm 3.8 b
Akenohoshi	July 23	August 23	90.6 \pm 6.2 a	41.1 \pm 6.0 ab
NPT-A	August 10	September 27	99.2 \pm 3.9 a	37.5 \pm 1.7 a
NPT-B	August 1	September 11	104.9 \pm 7.9 a	52.5 \pm 3.8 ab

Each value shows mean \pm standard error.
Means within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% level among the treatments with Tukey HSD test.

3. 栄養生長器官の特性の品種間差異

NPTの2品種では穂首分化期までにより多くの葉を展開させ、特にNPT-Aは16.8とコシヒカリよりも6.1も多かった。これはNPTでは栄養生長期がコシヒカリよりも7～16日長く、栄養生長期における出葉速度も1日当たり0.22～0.24葉と10%以上高かったからである(第15表)。

止葉長はタカナリが最も長く、39.3cmとなった。NPT2系統はタカナリとの間に有意差はなかったが、やや短かった。そのため、止葉長は穂長とr=0.815の高い正の相関関係が認められたが、1穂分化穎花数、1穂分化1次枝梗数との関係はそれほど強くなかった。穂首分化期から出穂期までに展開する葉は4枚と決まっているので(Nemotoら 1995)、総展開葉数はNPT-Aが最も多

Table 15. Varietal differences in plant age in leaf number at panicle initiation, daily leaf emergence rate in the vegetative stage, flag leaf length, and total leaf number on the main culm.

Cultivar	Plant age in leaf number at panicle initiation	Leaf emergence rate per day	Flag leaf length (cm)	Total leaf number
Takanari	11.3 \pm 0.1 a	0.21 \pm 0.00 a	39.3 \pm 1.1 a	15.3 \pm 0.2 a
Koshihikari	10.7 \pm 0.0 b	0.20 \pm 0.00 b	27.3 \pm 0.3 b	14.0 \pm 0.2 b
Akenohoshi	10.8 \pm 0.0 b	0.19 \pm 0.00 c	34.1 \pm 0.7 c	14.4 \pm 0.1 b
NPT-A	16.8 \pm 0.2 c	0.24 \pm 0.00 d	36.5 \pm 1.1 ac	22.2 \pm 0.3 c
NPT-B	12.9 \pm 0.1 d	0.22 \pm 0.00 a	38.4 \pm 0.6 a	17.2 \pm 0.1 d

Each value shows mean \pm standard error.
Means within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% level among the treatments with Tukey HSD test.

く、22.2となった。

考察

以上の結果から、NPTでは穂首分化期におけるADの基部直径が大きく、そのことが1穂分化1次枝梗数、さらには1穂分化穎花数を増加させている可能性が示唆された。前節の実験1の結果では栄養生長期が長いほどADの基部直径が大きくなり、その結果、1穂分化1次枝梗数が増加した。そのことからNPT2系統では栄養生長期が他の3品種よりも長いこともADの基部直径を大きくした要因と考えられる。第1章第2節でも到穂日数の長いほど、NPTの1穂分化1次枝梗数が増加する結果が得られている。さらにNPTでは粒着密度が高く、このことは幼穂分化以降の細胞分裂活性が高いことを意味するかもしれない。実際、NPTは栄養生長期における出葉速度が高いことから、細胞分裂速度や葉原基分化速度が高く、その結果、一定期間に分化させる器官の数が多くなっていると考えられる。しかし、タカナリ、アケノホシではコシヒカリとADの基部直径は変わらないので、今回供試した5つの品種と系統を合わせると穂首分化期のADの基部直径と1穂分化穎花数あるいはスケール要素(1穂分化1次枝梗数)との間には明確な関係が見られなかった。

山岸ら(1992)は1穂穎花数の品種間差異を幼穂原基の発育途中の幼穂基部直径と第1節間直径の2つと関連づけた。松葉(1991)は穂首分化期のADの基部直径が理論的に展開可能な1穂分化1次枝梗数を決定すると推察している。実際にいくつかの品種について1穂穎花数とADの大きさを比較した研究では明確な関係の得られた場合とそうでない場合とがあった。福畠(1999)、穆ら(2000)は1穂分化1次枝梗数は穂首分化期におけるADの基部直径によって決まる可能性を示した。しかしながら、一方で、山岸ら(1996)は栄養生長期後期においては1穂穎花数の多い品種であるアケノホシと1穂穎花数の少ない品種である日本晴の間にADの大きさと細胞数には差がなく、幼穂分化期以降になって、アケノホシの幼穂の体積と細胞数が急速に増加することから、ADの大きさよりも細胞分裂活性の方が1穂穎花数に関与すると推察した。以上の諸知見ならびにこの節の結果も合わせて考えるとADの大きさだけで1穂穎花数の品種間差異を説明するのには無理があるのではないかと考える。

市橋・山縣(1984, 1986)は日本型品種、インド型品種、日印交雑品種を含めた67あるいは95品種の水稻を調査し、主成分分析を行った結果、1穂穎花数と密接な関係にある要因として第I節間の稈径あるいは穂首稈径、稈長、粒着密度の3つを指摘しており、第I節間稈径、穂首稈径についてはADの基部直径との関係を示唆している。このことからADの基部直径と粒着密度は独立して1穂穎花数を決定していると考えれば、NPTでは主に前者が主としてスケール要素を増加させることによって穎花数の増大に寄与しており、タカナリとアケノホシでは主として高次分枝要素を増加させることによって後者が寄与していると考えられる。さらに長田ら(2000a, b)

はササニシキとハバタキの戻し交雑自殖系統群を用いて1穂穎花数に関する量的形質遺伝子座(QTL)解析を行い、第1染色体上には2次枝梗数に、第6染色体上には1次枝梗数に関与して1穂穎花数を支配する遺伝子座のあることを報告している。NPTではとりわけ分化1次枝梗数が多くなっていることからスケール要素に関与する遺伝子がNPTには存在し、この遺伝子は同時にADの基部直径に関与するのではないかと予想される。そして、高次分枝要素に関与する遺伝子はアケノホシやタカナリに存在し、この遺伝子はADの大きさに関わらず、穂の分枝構造を発達させることによって1穂穎花数を増やすのではないかと推測する。

Lyndon(1998)は、発育にともないADの大きさが53から130 μm に大きくなりながら、それから分化した葉原基の大きさが変わらずに葉序が変わる場合(Soma and Kuriyama 1970)、あるいはジベレリン処理によってADの大きさが著しく大きくなったオナモミの場合(Maksymowychら1976)を引用して、ADと分化する原基の量的関係がそれほど単純ではないことを示唆している。すなわち生育が進むにつれてADも大きくなる一方、ADから分化した原基とADの大きさの比はかならずしも一定ではなく、その比は植物生長調節物質などの影響を受けると考えられるからである。特にADの特定の部位でのオーキシン濃度は原基の分化に大きく関与していると考えられている(Jackson and Lyndon 1990)。本研究でもADの基部直径だけで水稻の1穂穎花数の品種間差異をすべて説明するのは困難であった。これまでの諸研究からは水稻の1穂穎花数にはN(松島1957, 和田 1969), NSC(Pattanaik and Mohapatra 1988), 植物生長調節物質(Patel and Mohapatra 1992)などがADの大きさ以外にも関与していると考えられる。このような複雑な機構を解明するにはADの大きさ、細胞分裂速度、N栄養条件、植物生長調節物質の複雑な相互作用を解析できるようなより巧妙な実験を考えなければならない。あるいはスケール要素および高次分枝要素と直接対応する遺伝子を見つけだして、遺伝的背景を均一にした実験系を創出するかしなければならないと考える。

第3節 2次枝梗の分化に関する幼穂の形態学的な解析

穎花数の違いは1次枝梗数よりもむしろ2次枝梗数によって通常決定される(松島 1957, 和田 1969). 穂首分化期頃にN追肥すると2次枝梗の分化が促され, 穎花数が増加する(松島 1957). このような幼穂分化期のN栄養向上による2次枝梗の増加は幼穂組織の構造に反映されている可能性がある.

イネのADの細胞分裂速度をコルヒチン法で測定した結果, ADの頂部の分裂速度は葉原基や1次枝梗・2次枝梗の分化する側面(f flank部)に比べ8分の1程度しかなく(Rolinson 1976), また, 赤色光や遠赤色光は暗黒下よりもイネのADの細胞分裂速度を速める(Rolinson and Vince-Prue 1976). 赤色光と遠赤色光はフィトクローム反応を介して花成に関与することから, ADの部位別の細胞分裂速度と幼穂形成に何らかの関係のあることが示唆される.

清水(1959)は老朽化水田では栄養生長期のADの発達が劣り, tunica(外衣)の層の数が少なくなることを報告している. また, N, リン酸, カリの施用によって, 清水(1960a)はイネにおいてNはtunicaの層を増やし, リン酸はcorpus(内体)の細胞数を増やすことを報告している. さらに清水(1960b)はコムギにおけるN, リン酸, カリの影響がイネのそれと同様であることを示し, 栄養生長期から生殖生長期に移行する際に, ADのtunica層が減少し, corpusが発達し始めることを報告した. 1次枝梗も2次枝梗もcorpusから分化し, 穎花のうち副護穎から鱗皮まではtunicaから, それより内部の雄ずいや雌ずいはcorpusから分化する(武岡ら 1990). このことから2次枝梗の分化するcorpusの発達がその分化数を支配している可能性が考えられる.

そこで2次枝梗分化に最も効果的な生殖生長期前半においてシュートN含有率を変えて, それが穂首分化期以降の幼穂の発達に及ぼす影響を形態的に調査し, 高次分枝要素と深い関わりのある2次枝梗の分化増大に関わる特徴(幼穂原基における細胞の分化速度, 組織の大きさ)をtunica, corpusの様子に注目しながら明らかにしようとした.

材料と方法

1. 栽培管理

1999年に島根大学生物資源科学部において穂数型の日本晴と穂重型のアケノホシの2品種を供試して, ポット実験を行った. 円形20粒で1/5000ワグナーポットに催芽籾を日本晴は5月30日に, アケノホシは6月9日に播種した. 施肥を除いては第1節実験2と同様に栽培した. 穂首分

Table 16. The application rates (g/pot per week) of nitrogen, phosphorus, and potassium.

Treatment	N	P ₂ O ₅	K ₂ O
0N	0	0.15	0.15
N	0.150	0.15	0.15
2N	0.300	0.15	0.15
4N	0.600	0.15	0.15

Nitrogen was applied with ammonium sulfate, phosphorus with sodium biphosphate, and potassium with potassium chloride. Solution was applied weekly.

化期までの施肥は第1節実験2のN区と同じ量とした．4段階のN処理を穂首分化期直前から2回，1週間間隔で行った(第16表)．すなわち実際には日本晴は7月17日，24日，アケノホシは7月24日，31日にN処理を行った．1区につき15ポットを割り当てた．

2. 調査項目

葉齢を毎週測定し，穂首分化期直後のほぼ苞原基増加期に当たる時期に幼穂の形態について調査した．幼穂の基部直径と高さは第1節第11図のように測定した．さらに幼穂のtunicaの層数とcorpusの細胞数を光学顕微鏡下で実測した．出穂期に1穂分化1次枝梗数，分化2次枝梗数，分化穎花数，穂長，止葉長，穂軸長を第1節と同様の方法で測定した．穎花分化始期に当たる処理終了時にサンプリングし，シュート乾物重，シュートN含有率を第1節と同様に測定した．

結果と考察

1. 窒素含有率と1穂分化穎花数の関係

穂首分化期から穎花分化始期にかけてのN施用量を4段階で増加させたことによって，穎花分化始期におけるシュートN含有率は段階的に増加した(第17表)．日本晴0N区のN含有率は16.7mg/gであったのに対し，4N区では36.4mg/gになった．アケノホシでも0N区の12.3mg/gに対し，4N区では30.7mg/gとなり，シュートN含有率は両品種ともに高まった．穎花分化始期のN含有率が高まったことにより，両品種において1穂分化1次枝梗数，分化2次枝梗数，分化穎花数が増加した．分化1次枝梗数は0N区に比べて4N区では日本晴で1.3倍，アケノホシで1.2倍増加し

Table 17. The effect of nitrogen application during the early reproductive stage on dry weight, nitrogen content at the early spikelet differentiation stage, and the numbers of differentiated primary rachis-branches (PBs), differentiated secondary rachis-branches (SBs), and differentiated spikelets.

Cultivars	Treat- ment	Dry weight (g/plant)	Nitrogen content (mg/g)	Differentiated PBs	Differentiated SBs	Differentiated spikelets
Nipponbare	0N	3.73 ±0.09 a	16.7 ±0.0 a	7.87 ±0.10 a	10.5 ±0.3 a	68.9 ±0.8 a
	N	3.93 ±0.05 a	23.8 ±0.1 b	8.77 ±0.10 b	18.1 ±0.5 b	101.6 ±1.8 b
	2N	3.95 ±0.08 a	29.4 ±0.1 c	10.18 ±0.16 c	21.6 ±0.5 c	120.9 ±1.9 c
	4N	3.99 ±0.09 a	36.4 ±0.0 d	10.48 ±0.21 c	23.0 ±0.6 c	127.6 ±2.2 d
Akenohoshi	0N	4.10 ±0.06 a	12.3 ±0.1 a	8.51 ±0.12 a	16.3 ±0.5 a	94.5 ±1.7 a
	N	4.14 ±0.10 a	20.9 ±0.1 b	9.68 ±0.10 b	26.2 ±0.5 b	142.8 ±1.8 b
	2N	4.24 ±0.11 a	26.4 ±0.0 c	9.80 ±0.15 b	33.2 ±0.8 c	177.2 ±4.1 c
	4N	4.16 ±0.10 a	30.7 ±0.0 d	10.08 ±0.17 b	37.5 ±0.5 d	199.1 ±2.7 d

Each value shows mean ± standard error.
Means within a column in the same cultivar followed by the same letter are not significantly different at 5% level among the treatments with Tukey HSD test.

た．1穂分化2次枝梗数は分化1次枝梗数よりも敏感に反応し，日本晴0N区で10.4であったのに対し，4N区では23.5と約2.3倍に，アケノホシにおいても0N区の16.3に対し，4N区で37.4と約2.3倍になった．分化1次枝梗数，分化2次枝梗数ともに増加した結果，分化穎花数も両品種でN処理によって顕著な増加を示した．

2. 止葉長，穂長，穂軸長，粒着密度

止葉長はN処理によって両品種ともに増大した(第18表)．止葉長はアケノホシと日本晴の間には差がなかった．穂長と穂軸長は両品種ともにN処理によって増大し，またアケノホシの方が長くなった．穂長は0N区に比べて，4N区では日本晴で17%，アケノホシで16%長くなったが，1穂分化穎花数の増加率の方がそれらを上回ったので，粒着密度はN施肥によって高くなった．すなわち日本晴では0N区で3.77粒/cmであったのに対し，4N区では5.94粒/cmと58%高くなった．アケノホシでも4N区では86%高くなった．

Table 18. The effect of nitrogen application during the early reproductive stage on flag leaf length, panicle length, rachis length, and grain density defined as the ratio of the number of differentiated spikelets to the corresponding panicle length.

Cultivars	Treatment	Flag leaf length (cm)	Panicle length (cm)	Rachis length (cm)	Grain density (/cm)
Nipponbare	0N	24.2 ± 0.4 a	18.3 ± 0.2 a	11.9 ± 0.1 a	3.77 ± 0.06 a
	N	28.9 ± 0.6 b	19.9 ± 0.2 b	13.3 ± 0.2 b	5.10 ± 0.11 b
	2N	32.3 ± 1.2 c	20.5 ± 0.2 b	14.7 ± 0.3 c	5.90 ± 0.09 c
	4N	34.0 ± 1.2 c	21.5 ± 0.2 c	15.3 ± 0.2 c	5.94 ± 0.12 c
Akenohoshi	0N	24.7 ± 0.5 a	20.2 ± 0.2 a	13.5 ± 0.3 a	4.68 ± 0.05 a
	N	28.9 ± 0.7 b	22.0 ± 0.2 b	15.4 ± 0.3 b	6.50 ± 0.13 b
	2N	33.0 ± 0.1 c	23.2 ± 0.4 c	16.5 ± 0.4 bc	7.75 ± 0.16 c
	4N	32.0 ± 1.1 bc	23.4 ± 0.2 c	16.8 ± 0.2 c	8.72 ± 0.11 d

Each value shows mean ± standard error.
Means within a column in the same cultivar followed by the same letter are not significantly different at 5% level among the treatments with Tukey HSD test.

3. 幼穂原基の大きさと構造

穎花分化始期における幼穂の基部直径および高さには両品種ともにには処理間差異がみられなかった(第19表)．縦断面切片の写真に写る範囲で，分化の始まっている1次枝梗数を調査したが，処理間差異はみられなかった．このことは1次枝梗分化速度には処理間差異がないことを示している．

tunicaの層数ならびにcorpusの細胞数を調査した結果，処理間差異はみられなかった(第19表)．しかし，1穂穎花数の多い品種であるアケノホシの方がADの大きさ，tunicaの層数，

corpusの細胞数が多い傾向がみられた。すなわち4N区で比較すると、アケノホシは日本晴に比べて、ADの基部直径、高さ、corpusの細胞数がそれぞれ1.8, 3.6, 3.6倍になった。山岸ら(1996)はアケノホシでは穂首分化期以降急速に幼穂原基が大きくなることを示し、その結果と一致すると考えられる。

Table 19. The effect of nitrogen application during the early reproductive stage on the diameter and height of apical domes (ADs) and the numbers of the layers of tunica and the cells in corpus.

Cultivars	Treatment	AD diameter (μ m)	AD height (μ m)	The number of tunica layers	The number of corpus cells
Nipponbare	0N	86.7 \pm 3.2 a	45.3 \pm 3.7 a	2.0 \pm 0.0 a	26.9 \pm 2.0 a
	N	91.6 \pm 3.7 a	49.6 \pm 2.7 a	1.9 \pm 0.1 a	29.6 \pm 3.5 a
	2N	88.6 \pm 2.8 a	48.2 \pm 3.8 a	1.9 \pm 0.1 a	27.0 \pm 7.0 a
	4N	87.5 \pm 4.0 a	48.1 \pm 3.4 a	2.0 \pm 0.0 a	25.4 \pm 4.7 a
Akenohoshi	0N	152.5 \pm 6.3 a	156.4 \pm 6.5 a	2.1 \pm 0.1 a	87.8 \pm 16.3 a
	N	153.0 \pm 6.7 a	160.3 \pm 10.4 a	2.4 \pm 0.2 a	73.9 \pm 6.9 a
	2N	160.4 \pm 11.5 a	152.0 \pm 13.3 a	2.0 \pm 0.0 a	80.4 \pm 6.6 a
	4N	158.3 \pm 16.5 a	174.5 \pm 22.0 a	2.1 \pm 0.1 a	92.4 \pm 22.0 a

Each value shows mean \pm standard error.

Means within a column in the same cultivar followed by the same letter are not significantly different at 5% level among the treatments with Tukey HSD test.

以上の結果から前章で1穂穎花数に関与する要素の一つとされる高次分枝要素に関しては、それをN施肥によって増加できるものの、それに対応する形態学的なADの変化は見つからなかった。2次枝梗数は穎花数との相関が極めて高く(松島 1957, 和田 1969), それゆえ、穎花数を増大させるためには2次枝梗数の分化を積極的に促す穂首分化期の施肥が有効である。この節では2次枝梗を増やす穂首分化期から穎花分化始期のN処理が幼穂原基の形態に影響して、2次枝梗の分化を促すのではないかと予想して実験を行った。しかしながら、N施肥はアケノホシ、日本晴ともに2次枝梗数を著しく増加させたにもかかわらず、幼穂原基の大きさにも tunica-corpus structureにも影響しなかった。

近年、シロイヌナズナについてはその花成に関与する遺伝子がいくつか同定されている。イネについてもシロイヌナズナのそれと起源を、おそらくは機能も同じくする遺伝子が見つかってきている。しかし、そのような遺伝子の一つである *RFL* 遺伝子の発現を *in situ* ハイブリダイゼーション法でみても枝梗の分化との関連は明確ではなかった(経塚 2000)。おそらく高次分枝要素に対応する遺伝子もしくは遺伝子群があるのだろうが、現在のところ直接的な手がかりはまったくないようである。

第4節 摘要

1穂穎花数および前章で明らかにしたその構成要素であるスケール要素(1穂分化1次枝梗数)と高次分枝要素(分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数)の決定に頂端分裂組織(AD)の大きさや幼穂原基の構造が関与しているかを解明するためにいくつかの実験を行った。第1節では短日処理によって栄養生長期の長さを変え、穂首分化期におけるADの大きさを変えた実験(1998年品種アケノホシ)、栄養生長期の窒素(N)処理によってADの大きさを変えた実験(1999年品種アケノホシ、日本晴)について論じた。第2節では1穂穎花数の異なる5品種と系統について穂首分化期のADの大きさとスケール要素および1穂穎花数の関係を調査した(1998年)。第3節では2次枝梗の分化を促進するN処理を穂首分化期から穎花分化始期まで与えて、幼穂原基の構造(tunica-carpus構造)および大きさと高次分枝要素との関係をアケノホシと日本晴について調査した(1999年)。

- 1) 短日処理の開始時期の異なるアケノホシを栽培し、栄養生長期間を37-65日に変えた。その結果、栄養生長期間が長いほど穂首分化期のADの基部直径(79.5-106.0 μm)は大きくなった。このときADの基部直径とスケール要素である1穂分化1次枝梗数(7.1-10.0)には正の相関関係が認められた。
- 2) 栄養生長期のN栄養条件が良いほど、アケノホシと日本晴において穂首分化期におけるADの基部直径は大きくなった。アケノホシにおいてはADの基部直径(90.1-98.4 μm)とスケール要素(9.64-11.63)には正の相関関係が認められたが、日本晴においては両者には明確な関係は認められなかった。
- 3) 1), 2)のいずれにおいてもADの基部直径と1穂分化2次枝梗数、1穂分化穎花数には明確な関係が認められなかった。ADの高さは栄養生長期の長さ、栄養生長期のN処理によって一定の傾向を示さなかった。
- 4) IRRIで育成されたNew plant typeは1穂穎花数が著しく多く、穂首分化期のADの基部直径がコシヒカリより13%以上大きくなった。しかし、タカナリ、アケノホシのADの基部直径はコシヒカリとほとんど差が認められなかった。
- 5) 穂の量的形質のうち穎花数と最も密接な関係のある高次分枝要素と幼穂の組織構造との関係を穂首分化期から穎花分化始期の間において4段階のN処理をした日本晴とアケノホシで調査した。穎花分化始期のN含有率が高いほど高次分枝要素は増加した。しかし、穂首分化期から苞原基増加期におけるADの形態学的構造(幼穂原基のtunicaの層数、carpusの細胞数、幼穂原基の基部直径、高さ)と高次分枝要素との関連はほとんど認められなかった。
- 6) 以上のことから到穂日数と関係の深いスケール要素は栄養生長期の長さやN栄養状態を反映しており、穂首分化期のADの基部直径を介して決定されると推察された。

第3章 幼穂形成期の体内窒素が水稻の面積当たり分化穎花数に及ぼす影響の解析

水稻の収量を大きく支配する単位面積当たりの穎花数を確保する方法として栽培的には穂肥を中心としたN施肥と密植が通常、利用される。松島(1973)の提唱する理想のイネは次の6つの条件を備えるイネである。

1. 必要にして十分な籾数を持っていること。
2. 多穂、短稈、短穂であること。
3. 上位2〜3葉が短く、厚く、直立的であること。
4. 出穂後に葉色のあせないこと。
5. 1茎当たり青葉数の多いこと。
6. 出穂前15日間および出穂後25日間合計40日間が好天候であるように出穂させること。

このうち特に1. と2. が穎花数を制御する上で重要とされ、登熟に有利な1次枝梗に着生した穎花を多数確保するためには穂を小さくし、代わりに穂数を十分に得なければならないので、密植し、初期の分けつを促進することによって、穂数を多く得ることが重要と考えられた。さらに和田(1969)は面積当たり穎花数は穎花分化終期までにイネが吸収したNで決定されることを明らかにしたことから、必要な穎花を得るためには穎花分化終期までにある一定量のNを与えなければならないので、登熟をよくするためにはその一定のNをいつ与えるかが決め手だと考えられた。松島(1990)はこの稲作を考えついた経緯を述べる上で、「たとえ同量の窒素をイネが吸収しても、その吸収時期が異なれば、穎花数は同数であろうが、登熟歩合はきつと異なるであろうという考えであった。」と述べている。松島の提唱した施肥法は日本の稲作の収量向上に大きく貢献し、特にコシヒカリのように倒伏しやすいイネについては現在でも最もひろく普及した栽培法である。

ところが、近年、韓国の日印交雑種である統一系統の多収事例が出現して以来、穂数によって面積当たり穎花数を確保するよりも1穂穎花数によって確保する品種の多収が注目されている。武田ら(1984)は日本の暖地での収量が停滞している原因は穂数型の短稈品種の穎花数不足に起因することを示した。和田(1981)は栄養生長停滞期のN栄養と暖地水稻の穎花生産効率を関連づけ、栄養生長停滞期のN追肥が1穂穎花数を増やして、穎花生産効率を高めることを示した。このことは同量のNであっても、穂首分化期前後に与えれば穎花数を効率的に増大させることができることを示す。実際、橋川(1996)は穂首分化期前後に適量のN施肥をすることによって、耐肥性の向上した日本晴では面積当たり穎花数を増大させ、収量を向上させることができることを示した。

一方、もう一つの穎花数を増やす有力な栽培技術である密植についても、密植によって面積

当たり穎花を1穂穎花数よりも穂数で確保することは、1次枝梗に着生する穎花の割合が増えるために登熟に有利であるとみなされてきた(和田 1969, 松島 1973)。ところが近年、1穂穎花数を拡大する形でシンクサイズを拡大した品種が出現し、その多収が注目されている。中国での多収はこのような穂重型の多収性のハイブリッドライスを多肥・密植で栽培することによって得ている。しかし、天野ら(1996a, b)は中国の現行の栽植密度(78.5株/m²)よりも疎植(42.7株/m²)で同等の単位面積当たり穎花数を確保することが可能であることを実証した。

この章では栽培的な穎花数の制御の可能性を考えて、栽培的に穎花数を制御する最も有効な2つの手段であるN施肥と栽植密度について主に稲体内N栄養と1次枝梗や2次枝梗のような穎花数を構成する形態的な要素との関連から解析した。第1節では穂首分化期前後のN施肥に特に着目した種々のN施肥法のもとで穂首分化期から穎花分化始期の最も穎花数の決定に有効な時期について稲体Nと分化穎花数の関係を解析した。第2節では穎花数を構成する形態的な要素と穂首分化期から出穂期までのNとの関係を分化穎花数、退化穎花数の面から解析した。第3節では栽植密度とN施肥を組み合わせ、密植下での穎花数の決定要素を穎花数構成要素から解析しようとした。

第1節 幼穂形成期の体内窒素と分化穎花数の関係

和田(1969)は面積当たり分化穎花数が穎花分化終期における稲体シュートN保有量と強い正の相関関係にあることを明らかにした。しかしながら、幼穂形成期あるいは出穂期におけるシュートN保有量と面積当たり穎花数との間には明確な地域差が認められている(Hasegawaら 1994, Murayama 1969)。さらにこのような穎花生産の地域差が主に幼穂形成期頃までの稲体の乾物生産とN濃度の薄まり方の違いに支配されるという可能性が示されている(Hasegawaら 1994)。これらのことは生殖生長期において稲体のN保有量のみならず、N濃度も穎花生産に何らかの影響を及ぼしていることを示唆するが、その実態は明らかでない。また、今までのところ圃場で穂肥の施用時期と水準を種々に変え、幼穂の発育段階別の稲体N栄養状態に着目して穎花の分化過程を観察したものは見当たらない。そこで、1988年と1989年の2年度に、穂肥を中心としてN施肥の時期と水準を変えることにより、生殖生長期におけるN栄養状態が種々に異なる水稻を栽培し、各発育段階の稲体N状態と分化穎花数の関係を第1章で明らかにした1穂穎花数に関与する要素であるスケール要素(1穂分化1次枝梗数)、高次分枝要素(分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数)と関係づけて調査し、稲体Nが穎花数の決定過程に及ぼす影響を明らかにしようとした。

材料と方法

実験は1988年と1989年の2年度に行い、両年とも水稻品種日本晴を供試した。育苗箱に催芽種子を散播し、約15～30日間箱育苗した苗(葉齡3.8～4.9)を1株2本植、栽植密度22.2株/m²で京都大学農学部附属農場の水田に手植え移植した。両年とも2作期設けたが、各々の播種日と移植日は第20表に示したとおりである。両年の各作期とも基肥、分けつ肥、穂肥の時期と水準を変えることによって、N施肥法の種々に異なる区を設けた(第21表、第22表)。リン酸とカリについては1988年は施肥Nと同量を、1989年は成分にしてリン酸10g/m²、カリ12g/m²を慣行に従い分施した。1988年は無反復、1989年は2反復の分割区法で実験を行ったが、1処理のみについては反復を設けなかった。また、1反復区の面積は21～27m²であった。栽培管理、病虫害の防除は慣行にしたがって行った。1988年は長梅雨のため7～8月の日射量は平年より少なく、気温も低かった。1989年は梅雨が平年通りに終わり、7～8月の日射量、気温とも平年並みだった。両年とも生殖生長期の生育は順調であった。

穂首分化期直前から穂ぞろい期までの計5回、約7～10日間隔で各反復区について2～6株抜き取り、分けつ数を測定後、葉身、葉鞘と稈、枯葉、穂(穂ぞろい期のみ)に分け、90℃で48時間以上の通風乾燥後、器官別乾物重を測定した。器官別乾物重測定後、風乾状態に放置し、その後各反復区ごとに1つにまとめたサンプルを高速振動試料粉碎器で粉碎した後、1988年はケルダール法で、1989年はフローインジェクション分析法を応用したインドフェノール青法で器官別N含有率を定量した。ただし、分析サンプル重には風乾重を用いた。シュートN保有量は葉身ならびに葉鞘と稈のN保有量の和とした。

1988年は各区6株ずつ約50%の個体の主稈の葉耳間長が+0cmを越えた時期と穂ぞろい期の2回、1989年は各反復区4～6株ずつ出穂日の1～5日前に幼穂を採取し、ホルマリン、エタノールを適度加えた水に保存した後、分化穎花数、退化穎花数の調査に供した。1988年の主稈の葉耳間長が+0cmを越えた時期のサンプルのうち葉耳間長が-8cm以下の分けつと、1989年のサンプルのうち葉耳間長が+0cm以下の分けつは調査の対象から外した。穎花ならびに枝梗の退化状況の

Table 20. Dates of sowing, transplanting (TP), panicle initiation (PI), the early stage of spikelet differentiation (ESD), the late stage of spikelet differentiation (LSD), and heading in Nipponbare rice in 1988 and 1989 experiments.

	Sowing	TP	PI	ESD	LSD	Heading
1988 crop1	April 15	May 14	July 2	July 20	July 24	August 15
1988 crop2	May 28	June 22	July 26	August 9	August 12	August 30
1989 crop1	April 17	May 15	July 11	July 20	July 26	August 15
1989 crop2	June 20	July 5	August 5	August 14	August 18	September 5

Table 21. Nitrogen application rate (g/m²) and time in the respective nitrogen treatments for Nipponbare rice in the two cropping seasons in 1988.

Treatment	Basal	Topdressing				
		1	2	3	4	5
Non N	0	0	0	0	0	0
Basal only	13	0	0	0	0	0
Heavy application before PI	2	2	0	0	2	0
	4	4	0	0	3	0
	6	6	0	0	4	0
Heavy application after PI	1	1	1	1.5	0	1.5
	2	2	2	3	0	2
	2	2	4	6	0	2

The stages of topdressing 1, 2, 3, 4, and 5 are approximately at 2 weeks after transplanting, 5 days before panicle initiation (PI), 6 days after PI, 1cm in panicle length (21 days before heading in crop 1 and 17 days before heading in crop 2), and at 1 week before heading, respectively.

Table 22. Nitrogen application rate (g/m²) and time in the respective nitrogen treatments for Nipponbare rice in the two cropping seasons in 1989.

Treatment		Basal	Topdressing		
			1	2	3
Crop 1	Non N	0	0	0	0
	Basal only	6	0	0	0
		12	0	0	0
		24	0	0	0
	Heavy application before PI	0	4	0	0
		0	8	0	0
		6	4	0	0
	Heavy application after PI	0	0	6	0
		6	0	4	0
		6	0	8	0
Crop 2	Non N	0	0	0	0
	Heavy application after PI	6	0	0	4

The stages of topdressing 1, 2, and 3 are approximately at 20 days before PI, 31 days before heading and at 24 days before heading, respectively.

調査方法は松島(1959)に準じた。1988年には分化および退化穎花数、退化1次枝梗数、退化2次枝梗数を調査し、1989年にはさらに分化1次枝梗数、分化2次枝梗数についても調査した。退化2次枝梗上に分化した穎花は分化穎花数および退化穎花数のどちらにも勘定した。

穂首分化期から穎花分化後期まで数日おきに、1回3個体以上の主稈を対象に幼穂を実体顕微鏡下の解剖によって観察し、その発育段階を星川(1975)に従って調査した。これと移植後2週間間隔で調査し、得た葉齢指数と合わせて各調査時点の発育段階を推定した。

穂首分化期から穎花分化後期までの発育進度は、年度、作期の同じ場合にはN施肥法による違いがほとんどみられなかった。解析に当たっては、年度あるいは作期の違う処理区間でのみ発育段階の違いを考慮した。以下の本文で解析に用いた各発育段階の値はその前後の実測値をもとに線形補間して求めたものである。

結果

1. 生殖生長期の稲体窒素状態と分化穎花数の関係

極端な施肥法も加えて実験を行った結果、面積当たりの分化穎花数は17800から56600/m²、現存穎花数は15500から39100/m²までの幅広い範囲にわたった。面積当たりの分化穎花数と穎花分化後期の稲体シュートN保有量との間には相関係

数 $r=0.846$ の比較的高い正の相関関係が認められ、和田(1969)の結果と一致した。この関係は穎花分化始期のN保有量についても認められた(第18図)。しかしながら、穎花分化始期、穎花分化後期いずれの場合も作期1の方が作期2よりも、また、穂首分化期以降に重点的にN追肥した区の方が穂首分化期以前に追肥した区よりも単位N

量当たりの穎花分化効率が高いという特徴があった。作期2や穂首分化期以前に重点的に追肥した区では穂首分化期から穎花分化後期にかけてシュートN含有率が低下しており(第23、24表)、このことが穎花生産効率の低下と密接に関係していると考えられた。第18図の単回帰式の残差と穂首分化期から穎花分化後期までのシュートN含有率の増分との関係(第19図)を調べたところ、比較強い正の相関関係にあった。分化穎花数は穎花分化始期の稲体シュートN保有量と穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分の両者に支配されとの考えのもとに、以下のような重回帰式を求めたところ、重相関係数 $R=0.917$ 、そして危険率1%で有意な関係が得られた(第20図)。

$$Yd=2228NA+906 \Delta NC+23949 \tag{1}$$

ここで、Ydは面積当たりの分化穎花数の推定値(/ m^2)、NAは穎花分化始期のシュートN保有量(g/m^2)、そして、 ΔNC は穂首分化期から穎

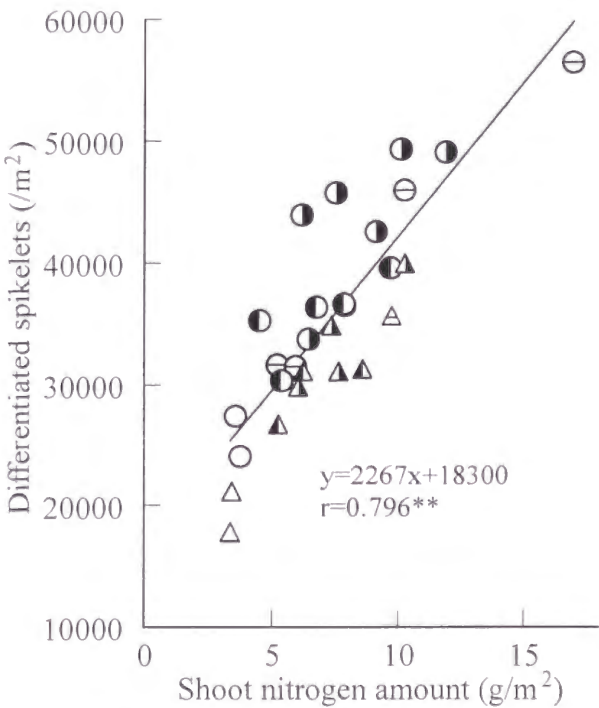


Fig. 18 Relationship between shoot nitrogen amount at the early spikelet differentiation stage and the number of differentiated spikelets per unit area in Nipponbare rice subjected to different N treatments in different cropping seasons.
** indicates significant at error of 1% level.

Symbols are as follows:
○, △ : Non N
◐, ◑ : Basal only
●, ▲ : Heavy application before PI
◐, ◑ : Heavy application after PI
○ : Crop 1
△ : Crop 2

Table 23. Changes with growth stage in shoot N concentration (mg/g) of each crop in each year averaged over all the N treatments.

	PI	ESD	LSD
1988 crop 1	21.4	15.2	14.6
1988 crop 2	29.3	18.7	17.3
1989 crop 1	18.0	15.9	14.5
1989 crop 2	23.8	17.6	16.5

Table 24. Changes with growth stage in shoot N concentration (mg/g) at different N treatments averaged over 2 crops in 1989.

	PI	ESD	LSD
Non N	14.0	11.3	10.0
Basal only	20.7	17.1	14.8
Heavy application before PI	20.0	15.0	12.5
Heavy application before PI	14.6	17.3	17.7

花分化始期までのシュートN含有率の増分(mg/g)である。標準偏回帰係数はNAが0.782, Δ NCが0.455となっており, これより, Δ NCも分化穎花数の決定にかなり大きく関与していることがわかった。

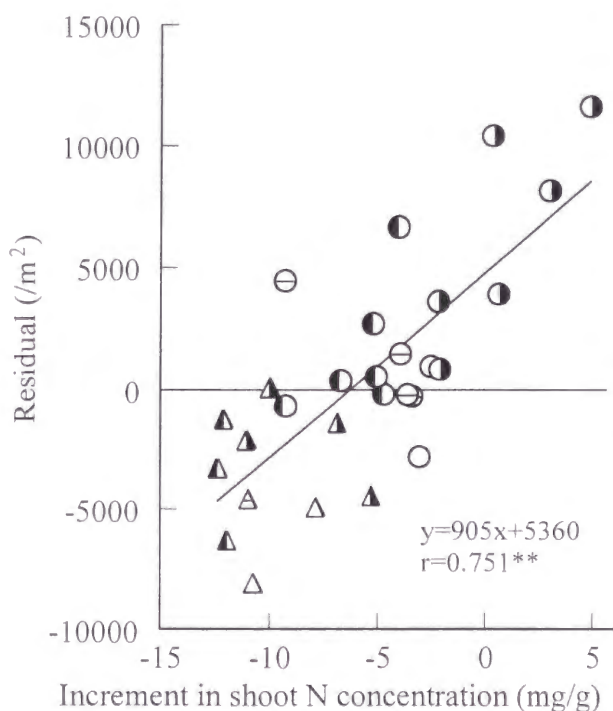


Fig. 19. Residuals in the regression shown in Fig. 18 as a function of the increment in shoot N concentration from panicle initiation to the early spikelet differentiation stage.

** indicates significant at error of 1% level. Symbols are the same as those in Fig. 18.

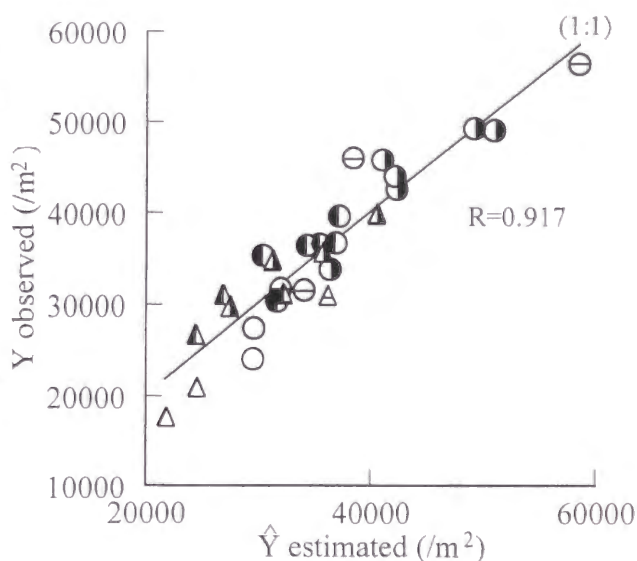


Fig. 20. Comparison between observation and estimation in the number of differentiated spikelets per unit area in Nipponbare rice subjected to various N applications.

Symbols are the same as those in Fig. 18.

The estimation was made by

$$Y_d = 2228NA + 906 \Delta NC + 23949 \quad (1)$$

where Y_d is estimated number of differentiated spikelets; NA is the amount of shoot N at the early spikelet differentiation stage (ESD); and Δ NC is the increment in shoot N concentration between panicle initiation and ESD.

2. 枝梗分化に及ぼす窒素の影響

前項で明らかにしたNと分化穎花数の関係と枝梗分化とを関係づける目的で1989年に調査した分化1次, 分化2次枝梗数のデータを用いて解析を行った。

分化穎花数は分化2次枝梗数と高い正の相関関係にあることが知られている(松島 1957, 和田 1969)。このことは本実験でも確認され(第21図), かつ両者の関係は作期, 施肥法に依存しないことがわかった。分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数はおおむね2であるが, 穂首分化期以降に重点的にN追肥した区ではそれをかなり上回る一方, 作期2ではそれより小さい。このことと前節の結論(穂首分化期から穎花分化始期にかけてのN含有率の低下が穎花生産効率を低下させる)との間には何らかの関連があるものと考えられた。そこで, 穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分と分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数との関係を調べたところ, 強い正の相関関係が認められた(第22図)。このことは穂首分化期以降のシュートN含有率の低下は分

化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数を減少させることを通して分化穎花数に影響を及ぼすことを示している。

分化1次枝梗数は穂数ときわめて強い正の相関関係にあることが知られているが(和田 1969)，本実験でもそのことが確かめられた。しかし、従来から示されているように(松島 1957, 和田 1969, 和田 1981)，穂数の決定過程はきわめて複雑であり、本研究の結果からも穂数ひいては1次枝梗数の成立過程を説明することはできなかった。しかしながら、水稻の面積当たり分化穎花数は穂数や1次枝梗数に遡及しなくても、穂首分化期から穎花分化始期までの稲体のN条件によって説明可能なことが本研究により示唆された。

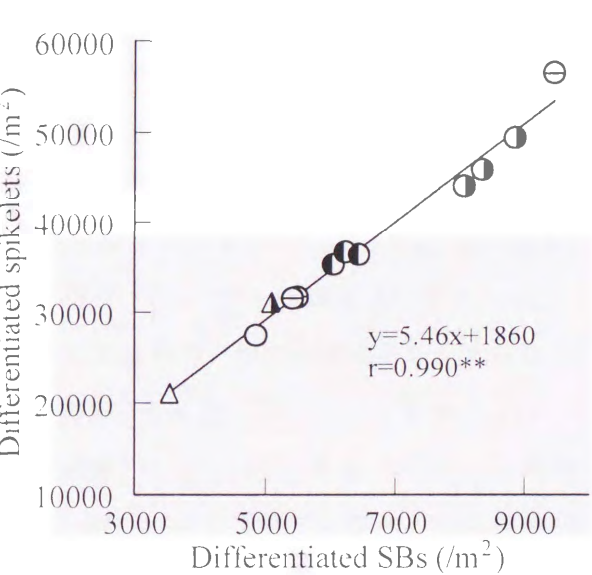


Fig. 21. Relationship between the numbers of differentiated spikelets and differentiated secondary rachis-branches (SBs) in Nipponbare rice in 1989.
** indicates significant at error of 1% level.
Symbols are the same as those in Fig. 18.

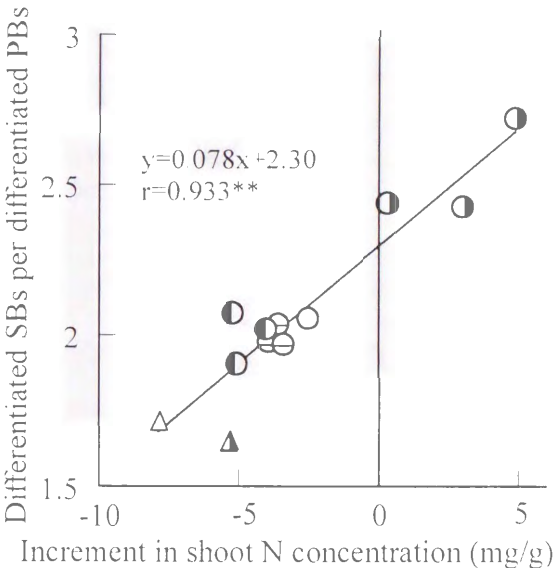


Fig. 22. Effect of the increment in shoot N concentration from panicle initiation to the early spikelet differentiation stage on the number of differentiated secondary rachis-branches per differentiated primary rachis-branch in Nipponbare rice.
Symbols are the same as those in Fig. 18.

考察

以上に示されたように分化穎花数は穎花分化始期における稲体シュートN保有量と穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の変化の2つの要因に支配されていると考えられる。特に穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の変化は、分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数に著しく強い影響を与えている。したがって、第1章で示された1穂穎花数に関与する要素のうち、穂の分枝構造を表す高次分枝要素は遺伝的要因のみならず、穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の変化という生理的な要因によっても影響を受けることがわかった。

水稻の分化穎花数は穎花分化終期までに吸収したN量で決定し、穎花分化終期までのN吸収量

が等しい場合はN吸収時期は分化穎花数の多少に関係しないと従来考えられてきた(和田 1969). しかし, 栄養生長停滞期(vegetative lag phaseのこと. 最高分けつ期から幼穂形成期までを指す)のN追肥が穂数と1穂穎花数の増加を通じて面積当たり穎花数を増加させること(和田 1981)や, 極端にN制限すると籾数不足に陥りやすい(村山 1982)との指摘は穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の変化も穎花生産効率に大きな作用を与えるというこの節の結果を支持する.

一方, 退化穎花数は分化穎花数と密接な関係にあることが知られているが(和田 1969), 本実験でもこのことが確認された(第23図).

すなわち面積当たりの穎花数は分化穎花数と相関係数 $r=0.959^{**}$ (**は危険率1%で有意であることを示す)のきわめて高い正の相関関係にあった. それゆえ, 面積当たりの現存穎花数 Y は, 穎花分化始期のシュートN保有量(NA ; g/m^2)と穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分(ΔNC ; mg/g)を説明変数とする次の重回帰式によって, 重相関係数 $R=0.856$ (危険率1%で有意)の精度で説明することができた.

$$Y=1400NA+517\Delta NC+20832 \quad (2)$$

第23図の関係から, 本実験のような条件下でも5万/ m^2 の面積当たり穎花数を得ようとするならば分化穎花数は6.7万/ m^2 以上必要となる. 本実験において最も多く穎花を分化したのは基肥Nが24g/ m^2 の区で, 分化穎花数は5.7万/ m^2 であった. 基肥N6g/ m^2 , 2次枝梗分化期直前の追肥N8g/ m^2 の区では4.9万/ m^2 であった. 日印交雑品種や半矮性インディカ品種では5万/ m^2 以上の穎花が得られているので(山本ら 1991), このような品種を用いれば7万/ m^2 程度の穎花を分化させることは本実験の条件の範囲でも不可能ではないと考えられる. しかし, 暖地において日本晴は寒地の多収水稻のように籾を多く着けるのは困難であることをこの節の結果は示唆している.

本実験の結果から, 暖地の水稻が寒地と比較してN当たりの穎花生産効率が低いのは次のような機構に基づいていると考えられる. すなわち寒地の水稻は初期の低温のため初期生長が緩やかであり(嵐 1960), T/R比が低く推移し(長井・松下 1963), また, 地力Nの発現も抑制されている(出井 1975). 穎花分化始期頃の乾物重はまだ小さいが(嵐 1960), このころからの水・地温の上昇にともなって放出される地力N(出井 1975)が低いT/R比とあいまって効率的に吸収され

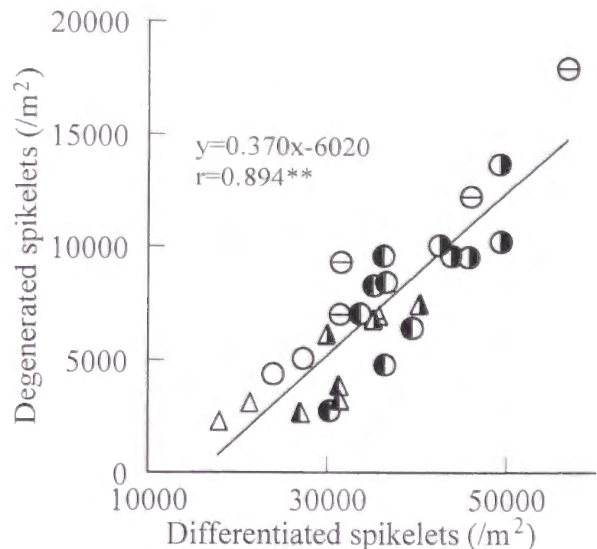


Fig. 23. Relationship between the numbers of differentiated and degenerated spikelets in Nipponbare rice subjected to different N treatments.

** indicates significant at error of 1%.

Symbols are the same as those in Fig. 18.

るので、穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の低下は暖地ほど著しくない。その結果、2次枝梗の分化が促進され、分化穎花数が多くなる。さらに、穎花分化後も葉身N含有率は高く維持され、それほど過繁茂もしておらず(松島 1973)、日射量も多い(嵐 1960)ことから同化能力が高く維持されるので、穎花の退化率は小さいと考えられる。

一方、暖地の水稻の場合、穂首分化期から穎花分化始期にかけての高いT/R比のもとでの旺盛な乾物生産がN含有率の顕著な低下を招き、N量当たりの穎花生産効率を下げる。また、過繁茂に陥りやすいので、光合成速度の低下から穎花の退化が多くなりがちとなる。

この考え方はさらに実験等によって証明されるべきであるが、以下に示す事例は間接的にこの仮説を支持するものと考えられる。

Hasegawaら(1994)は、幼穂形成期の稲体のN濃度およびシュート乾物重と穎花数の比較から、穎花生産の地域差が主に幼穂形成期頃までの稲体の乾物生産とN濃度の薄まり方の違いによってもたらされる可能性を示している。また、減数分裂期の環境条件を遮光などで悪化させると退化穎花数が著しく増大することも示されている(松島 1957)。さらに、寒地の水稻のN量当たりの穎花生産効率が高いことを示したデータでは、Murayama(1969)の場合2万/m²、Hasegawaら(1994)の場合3万/m²以下では穎花生産効率に寒地と暖地の差がほとんどみられない。この事例から、暖地では分化穎花数の増大にともなう葉面積の顕著な拡大が過繁茂をもたらし、退化穎花数を著しく増加させると考えられる。栄養生長停滞期に追肥を行わないと1穂穎花数が著しく減少することを示した実験(和田 1981)は、考慮された停滞期の後半に穂首分化期から穎花分化始期を含んでおり、穂首分化期以降のN栄養状態の悪化が穎花数を減少させているというこの節の結果とそれに基づく本仮説の妥当性を示唆している。

以上のように穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の変化は穎花分化始期のN含有量とともに穎花数生産を強く支配していることが示唆された。さらに第1章で示された1穂穎花数に関与する要素のうち、高次分枝要素とシュートN含有率の変化に何らかの関連があり、高次分枝要素が暖地水稻の穎花生産効率の低下と関与していることが示唆された。しかし、N含有率の変化がどのような過程を経て穎花生産に関与しているのかについては未知である。さらにスケール要素についてはN栄養との関連は示されなかったが、おそらくもう一つの穎花数の支配要因である穎花分化始期のシュートN保有量との関係があるように想像される。高次分枝要素とシュートN含有率の変化の間のメカニズムとしては、生殖生長期のN含有率の変化が乾物生産、光合成に変化を及ぼすことあるいは植物生長調節物質を介した制御を起動させることなどが予想される。

第2節 幼穂形成期の体内窒素と穎花数構成要素の関係の解析

前節では面積当たり分化穎花数が2つの要因(穎花分化始期のシュートN量と穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分)で決まることを示した。この事実から面積当たり穎花数は特定の時期までに吸収したN量だけでなく、ある特定の器官の発育に対応したN吸収時期やある発育段階でのN濃度も関与していることを示唆する。葉身、節間などの生長も、その器官の生長している時期にNを与えるとその器官がよく生長することが観察されている。おそらく1次枝梗数、2次枝梗数、穎花数もその分化時期のN施肥で増加すると考えられる。

面積当たりの穎花数は形態的な形成過程を追跡することによって5つの要素(穎花数構成要素)に分解できる。5つの形態的な穎花数構成要素とは、第1章で示された1穂穎花数に關与する要素として示された1穂分化1次枝梗数(スケール要素)、分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数(高次分枝要素)に加えて、面積当たり穂数、分化2次枝梗当たりの分化穎花数、穎花退化率である。これらの5つは均等に穎花数に貢献しているのではないだろうと考えられる。前節では穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分と分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数(高次分枝要素)の間に密接な関係のあることがわかった。これ以外の穎花数構成要素も特定の発育段階でのN栄養状態と結びつけることが可能だと考えられる。

この節ではまず始めに個々の穎花数構成要素の面積当たり穎花数に対する貢献の程度を回帰分析によって評価した。さらに特定の発育段階でのシュート乾物重やシュートN量とそれぞれの穎花数構成要素との関係を解析した。以上の2方向からの解析から特定の時期の乾物重とN量の中から面積当たり穎花数を増やす最も効果的な要因を見いだそうとした。以上の目的のために1988～1995年までに行われた多数のN施肥実験データから解析をした。

材料と方法

1. データソース

水稻日本晴について1989年から1995年までも行われた実権から得られた第25表に示すような33のデータを用いた。栽植密度は22.2株/m²とした。穂首分化期から出穂期までの数回、シュート乾物重とシュートN含有率を測定した。N含有率はセミマイクロケルダール法で分析した。出穂数日前に穂をサンプリングし、松島(1957)の方法に準じて分化穎花数、退化穎花数、分化1次枝梗数、分化2次枝梗数などを数えた。実体顕微鏡下で穂首分化期から出穂期までに適時、穂の発育段階を調べた。この研究で用いたデータにおいて、面積当たり分化穎花数は21202から56559/m²、面積当たり現存穎花数は18061から41569/m²までの範囲にわたった。

Table 25. Locations, years, transplanting dates and N applications for experiments on Nipponbare of which date were utilized for the analysis of this study.

Year	Site	Transplanting date	Basal N (g/m ²)	Topdressing N (g/m ²)	Topdressing time
1989	Kyoto	May 15	0	0	-
			0	4	T
			0	8	T
			0	6	PI
			6	0	-
			6	4	T
			6	4	PI
			6	8	PI
			12	0	-
			24	0	-
		July 5	0	0	-
			6	4	ESD
1990	Kyoto	May 12	0	0	-
			0	8	PI
			0	8	PRB
			0	8	ESD
1992	Matsue	May 16	8	0	-
			3	7	T, BT
			2	8	PI, ESD
			2	6	T
1993	Matsue	May 19	12(LP)*	0	-
1994	Matsue	May 18	4	6	T, BT
			2	3	T, BT
			0	0	-
	Akana	May 16	4	6	T, BT
			2	3	T, BT
			0	0	-
	Matsue	May 10	12(LP)	0	-
			9(LP)	3	PI
		May 30	12(LP)	0	-
			9(LP)	3	PI
		June 29	12(LP)	0	-
			9(LP)	3	PI

Topdressing time: T, PI, PRB, ESD, and BT mean the tillering stage, the panicle initiation stage, the stage of primary rachis-branch differentiation, the early spikelet differentiation stage, and the booting stage, respectively.

*: Slow release N fertilizer (LP444E80) was used.

2. 解析方法

面積当たり現存穎花数(SN)と面積当たり分化穎花数(DSN)は、それぞれ面積当たり穂数をPN、1穂分化1次枝梗数(スケール要素)をPB、分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数(高次分枝要素)をSB、分化2次枝梗当たりの分化穎花数をSP、穎花退化率をSDPとすると、以下のように記述される。

SN = PN × PB × SB × SP × (1-SDP)

DSN =PN × PB × SB × SP

SN = DSN - 退化穎花数

各発育段階でのシュート乾物重、シュートN含有率は内挿して求めた。シュートN量は乾物重とN含有率の積である。分化穎花数は穎花分化後期までに決定するので、穎花数構成要素のうち面積当たり穂数、スケール要素(1穂分化1次枝梗数)、高次分枝要素(分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数)、分化2次枝梗当たりの分化穎花数は穂首分化期から穎花分化後期までの稲体要因と関連づけた。穎花退化率は穎花分化後期から出穂期までに決まるのでその期間の稲体要因と関連づけた。穎花退化率とシュート乾物重、N量との関連づけは分化穎花当たりについて考えた。

結果と考察

1. 穎花数構成要素と面積当たり分化穎花数、現存穎花数の関係

第26表に面積当たり分化穎花数、現存穎花数と個々の穎花数構成要素との相関表を示した。面積当たり現存穎花数は穂数(r=0.818)と最も高い正の相関関係にあり、次に高次分枝要素(r=0.497)との相関が高かった。一方、面積当たり現存穎花数はスケール要素、分化2次枝梗当

Table 26. Correlation coefficients among spikelet number per unit area and its components.

	SN	DSN	PN	PB	SB	SP
DSN	0.946**					
PN	0.818**	0.814**				
PB	0.087	0.276	-0.069			
SB	0.497**	0.445**	-0.007	-0.033		
SP	-0.299	-0.186	0.148	0.221	-0.878**	
SDP	0.044	0.343	0.140	0.560**	-0.011	0.237

** Significant at the 1% probability levels. SN: spikelet number per unit area, DSN: the number of differentiated spikelets per unit area, PN: panicle number per unit area, PB: the number of differentiated primary rachis-branches per panicle, SB: the number of differentiated secondary rachis-branches per differentiated primary rachis-branch, SP: the number of differentiated spikelets per differentiated secondary rachis-branch, SDP: spikelet degeneration percentage.

たりの分化穎花数，穎花退化率との相関はほとんどなかった．面積当たり分化穎花数についてもほぼ同じ結果が得られ，面積当たり穂数とは $r=0.814$ ，高次分枝要素とは $r=0.445$ の正の相関関係にあった．

穎花数構成要素間の相関も調べた(第26表)．面積当たり穂数は他の4つの穎花数構成要素とはほとんど相関がなかった．スケール要素は穎花退化率と，高次分枝要素は分化2次枝梗当たりの分化穎花数と相関が高かった．前者は，1次枝梗を多く分化するほど穎花の退化が増えるということになり，退化した穎花の大半が2次枝梗上にあることから考えると意外な結果であった．

穎花数構成要素それぞれの面積当たり現存穎花数，面積当たり分化穎花数への貢献度を重回帰分析で調べた(第27表)．標準偏回帰係数を比較すると，面積当たり現存穎花数に対しても，面積当たり分化穎花数に対しても面積当たり穂数の貢献が最も大きいことがわかった．どちらに対しても次に貢献の大きいのは高次分枝要素であった．面積当たり分化穎花数に対するスケール要素の貢献はある程度大きかったが，面積当たり現存穎花数への貢献はほとんどなかった．これはスケール要素と穎花退化率の間の相関が高かったからである．第27表から分化2次枝梗当たりの分化穎花数の面積当たり現存穎花数への寄与はほとんど無視できることがわかった．2次枝梗上に分化する穎花の数の平均は3で，環境の影響をほとんど受けないという結果(真中・松島 1971)からもこのことは支持される．

Table 27. Multiple regression analysis of spikelet number per unit area and the number of differentiated spikelets against spikelet number components.

Criterion variables		Predictor variables				
		PN	PB	SB	SP	SDP
SN $R^2=0.986^{**}$	Partial regression coefficient	75.81	3319	12100	1233	-289.3
	Standardized partial regression coefficient	0.866	0.290	0.569	0.067	-0.249
DSN $R^2=0.989^{**}$	Partial regression coefficient	99.96	5189	16530	2874	
	Standardized partial regression coefficient	0.824	0.327	0.560	0.112	

****** Significant at the 1% probability levels.
SD, DSN, PN, PB, SB, SP, and SDP: See Table 26.

2. 穎花数構成要素と窒素栄養状態との関係

個々の穎花数構成要素は特定の幼穂発育段階の環境条件によって決まると考えられる．つまり面積当たり穂数は分けつ盛期を中心とした時期に，スケール要素は穂首分化期から1次枝梗分化期の間に，高次分枝要素は2次枝梗分化期頃に，分化2次枝梗当たりの分化穎花数は穎花分化期に，穎花退化率は穂ばらみ期に主に決定されると考えられる．個々の穎花数構成要素はそれらが決定する時期のシュート乾物重やN量に支配されると考えられる．そこで，個々の穎花数構成要素といろいろな発育段階でのシュート乾物重やN量，N濃度との相関を調べた(第28表)．

面積当たり穂数は穎花分化始期のシュートN量との相関が最も高かった。穂数は穂首分化期から穎花分化始期までのN増加量とも高い正の相関関係にあり、この結果は栄養生長停滞期のN追肥によって分けつ数と有効茎歩合を増加させた和田(1981)の結果を支持した。穂数はどの時期の乾物重ともあまり高い相関関係になかった。この結果は穂数の決まる時期が長期に及ぶことを示唆する。

スケール要素は穂首分化期のシュートN量と最も高い正の相関関係にあった。穂数とスケール要素ともに穂首分化期と穎花分化始期のN量と高い正の相関関係にあったということから、両者の積である面積当たりの分化1次枝梗数は穂首分化期と穎花分化始期のN量と高い正の相関関係にあることがわかった。日本晴のように穂数型の品種では面積当たり穎花数はスケール要素との関係よりも穂数との関係が強かった。しかしながら穂数とスケール要素の積である面積当たり分化1次枝梗数と穎花分化始期のシュートN量との間の関係が高いことから、穂重型品種でも穎花分化始期のN量によって面積当たり分化1次枝梗数が支配されており、穂数が少ない結果、スケール要素が穎花分化始期までの吸収したNに支配されている可能性は十分に考えられる。

高次分枝要素は穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分と高い正の相関関係にあり、前節の結果と一致した。第1章で1穂穎花数に関与する遺伝的な要因として示された高次分枝要素は環境要因に対してもかなり敏感に反応すると考えられた。しかもスケール要素

Table 28. Correlation coefficients between each component of spikelet number per unit area and nitrogen content per unit area (NA), nitrogen concentration (NC), and shoot dry weight (DW) at different stages and their changes during different stages.

	SD	DSN	IPB	ISB	PN	PB	SB	SP
NA at PI	0.445**	0.293	0.678**	0.275	0.476**	0.585**	-0.374*	0.546**
NA at ESD	0.646**	0.511**	0.726**	0.508**	0.548**	0.530**	-0.075	0.371*
NC at PI	0.299	0.194	0.514**	0.145	0.393*	0.342	-0.412*	0.556**
NC at ESD	0.547**	0.466**	0.612**	0.428*	0.510**	0.330	-0.075	0.365*
DW at PI	0.352*	0.284	0.454**	0.292	0.322	0.411*	-0.059	0.094
DW at ESD	0.353*	0.273	0.400*	0.304	0.263	0.390*	0.008	0.036
Δ NA(PI-ESD)	0.591**	0.554**	0.405*	0.573**	0.358*	0.165	0.400*	-0.083
Δ NC(PI-ESD)	0.453**	0.502**	0.172	0.522**	0.209	-0.029	0.631**	-0.365*
Δ DW(PI-ESD)	0.183	0.121	0.116	0.178	0.037	0.167	0.120	-0.079

*, ** Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.
SD, DSN, PN, PB, SB, and SP: See Table 26.
IPB and ISB are the number of differentiated primary and secondary rachis-branches per unit area, respectively.
Δ NA(PI-ESD) means the difference in NA between the panicle initiation (PI) and the early spikelet differentiation stage (ESD).

の影響はあまり受けないで独立的に制御されると推察される。

穎花退化率は分化穎花当たりのN量あるいは乾物重によって決まると考えられている(和田 1969)。穎花退化率は出穂期における分化穎花当たりの乾物重との相関が最も高かったが、その相関係数もあまり高いものではなかった(第29表)。

3. 結論

以上の結果から面積当たり現存穎花数を説明する重回帰式には穎花分化始期のシュートN量、穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分、出穂期の分化穎花当たりの乾物重の3つで十分であると考えた。穎花分化始期のシュートN量は面積当たり分化1次枝梗数(穂数と1穂分化1次枝梗数(スケール要素)の積)、穂首分化期から穎花分化始期までの地上部N含有率の増分は分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数(高次分枝要素)、出穂期の分化穎花当たりの乾物重は穎花退化率を支配すると考えられた。そこで、この3つの説明変数から面積当たり現存穎花数(SN)を説明する重回帰式をつくると次のようになった。

$SN=824.0NA+6114\Delta NC-489.9DW+38078 \quad (R^2 = 0.567)$

ここでそれぞれNAは穎花分化始期のシュートN量、 ΔNC は穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分、DWは出穂期の分化穎花当たりの乾物重を示す。

標準偏回帰係数はそれぞれ0.394、0.305、-0.369で、3つはだいたい同程度に貢献していると考えられた。この結果とこれまでの研究から面積当たり穎花数の決定過程を図示してみると第24図のようになる。第2章で示されたようにスケール要素は穂首分化期におけるADの基部直径と関連づけられた。おそらく穂数とスケール要素の両者のバランスを決めるのが穎花分化始期までに吸収されたシュートN量だと考えられる。前節とこの節で高次分枝要素と最も関連の深かった穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分はそれ自身で2次枝梗の分化を促していると考ええるよりも、植物生長調節物質を介しているのではないかと考えられる。最後に穎花の退化の要因はおそらくNよりは同化産物供給量であろう。同化産物の供給が穎花の退化そのものに直接関与するのか、維管束の形成を通じて穎花の退化を制御するのか(姚ら 2000)、いくつかの可能性が考えられるが、今のところよくわかっていない。

Table 29. Correlation coefficients between spikelet degeneration percentage (SDP) and nitrogen content (NA), nitrogen concentration (NC), and shoot dry weight (DW) at different stages and thier changes during different stages.

	SDP
NA per DSN at LSD	0.053
NA per DSN at HD	-0.134
DW per DSN at LSD	-0.130
DW per DSN at HD	-0.211
$\Delta NA(LSD-HD)/DSN$	-0.343
$\Delta DW(LSD-HD)/DSN$	-0.230

DSN: See Table 26.
LSD and HD are the late spikelet differentiation stage and heading, respectively.
 $\Delta NA(LSD-HD)/DSN$ means the difference of nitrogen amount from LSD to HD per differentiated spikelet.

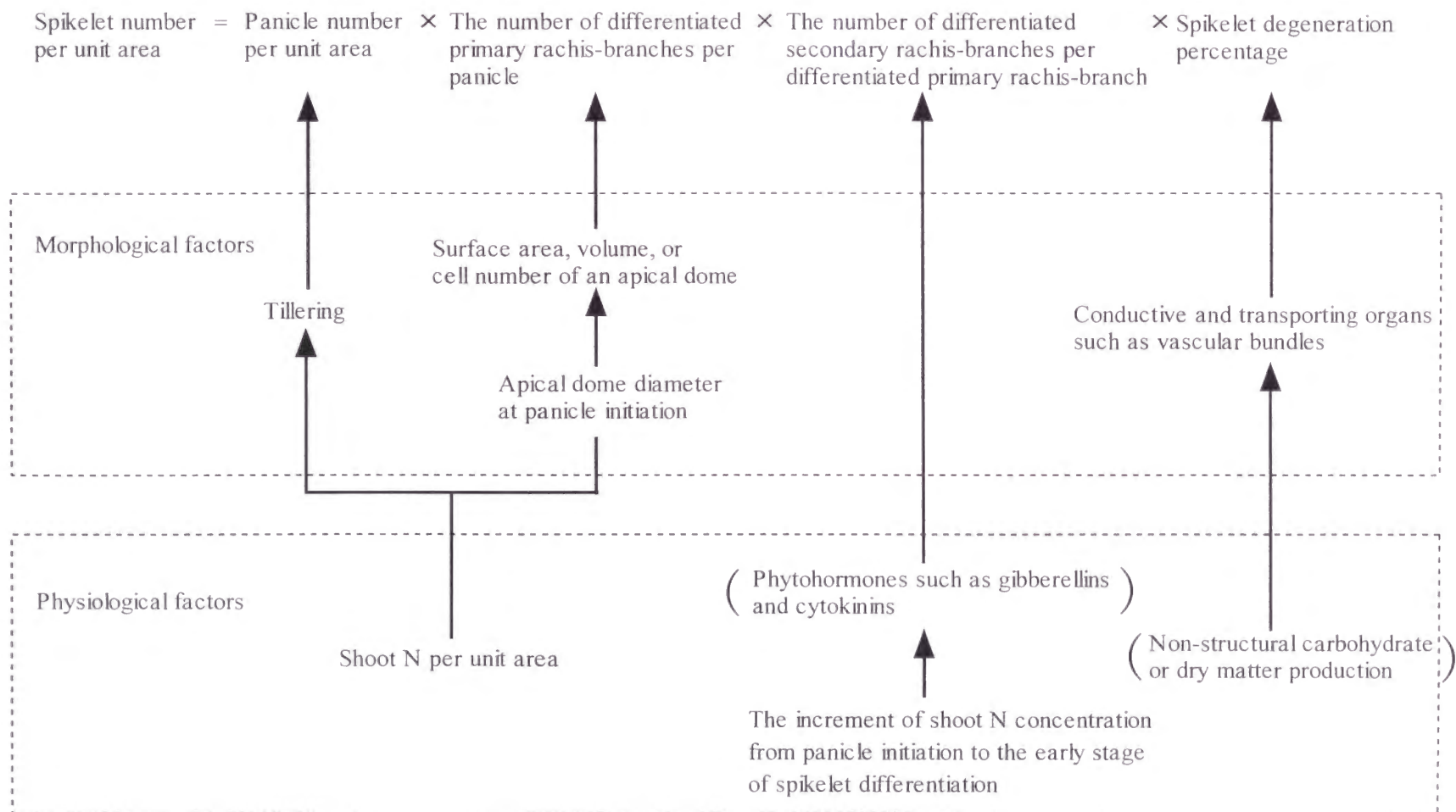


Fig. 24. Relationship among between spikelet number components, nitrogen condition, morphological characteristics, and other factors for the determination of spikelet number.

第3節 栽植密度が穂数と1穂分化穎花数の関係に及ぼす影響

栽植密度と水稻収量ならびに収量構成要素との関係についてはこれまでに多くの研究がなされてきた(山田 1961a, b, 武田・広田 1971, 秋田 1982, Akita and Tanaka 1992). 栽植密度を変えると個体間の競合の始まる時期が異なり, 収量構成要素や穎花数構成要素も競合の始まる発育段階およびそれぞれの発育段階での競合の強さに左右されると考えられる(秋田 1982). 武田・広田(1971)は2~300株・ m^2 の範囲で栽植密度が高くなるほどシラヌイの穎花数が増えるものの, 50株・ m^2 を越すとほぼ頭打ちを示す傾向を得た. 秋田(1982)は品種日本晴において面積当たり穂数は栽植密度とともに増えるが, 面積当たり穎花数はそれが最大となる栽植密度(多肥区で25株, 基肥のみ区で16株・ m^2)のあることを示した. このように密植は面積当たり穂数を増加させる一方で, 1穂重(山田 1961a, b)や1穂穎花数(秋田 1982)を減少させる. その結果, 収量やそれと密接な関係にある面積当たり穎花数はある栽植密度を越すとほとんど密植によって増加しなくなると考えられる. 密植によって穎花数を確保するためには密植による1穂穎花数の減少の程度を抑える必要がある. しかし, 密植が1穂穎花数を減らす機構はほとんど示されていない. 密植によって, 1次枝梗に着生する穎花が増えることから, 密植によって1穂穎花数が減少するのは, 分化1次枝梗当たり分化2次枝梗数が減ることによって1穂分化穎花数が減少するためか, 2次枝梗上の穎花が退化しやすいこと(和田 1969)から穎花退化率が高くなるためのどちらかではないかと予想できる.

前節で述べたように面積当たり穎花数はその成立過程から, 穂数, スケール要素である1穂分化1次枝梗数, 高次分枝要素である分化1次枝梗当たり分化2次枝梗数(2次枝梗に着生する穎花数はほぼ一定), 穎花退化率の4つの穎花数構成要素に分解できる. この節では栽植密度が穎花数構成要素に及ぼす影響のうち特に以下の3点に着目した.

1. 密植によって1穂穎花数の減少するのは4つの穎花数構成要素のうち, どの要素が減少するからか,
2. 穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分と高次分枝要素との関係が異なる栽植密度間でも成り立つのか,
3. 密植によって1次枝梗着生穎花率が小さくなるのはどの穎花数構成要素に作用するからか,

これらのことを明らかにする目的で, 4段階の栽植密度(11.1~44.4株・ m^2)に, 1穂穎花数の増加に最も効果的な穂首分化期における4段階のN施肥(0~7.5g・ m^2)を組合せた実験を行った.

材料と方法

穂数と1穂穎花数の関係が明瞭に出るように穂数の多くとれる水稻品種日本晴を使用した。1997年、箱育苗した22日苗を5月31日に島根大学生物資源科学部附属生物資源研究センター本庄農場(島根県松江市)の水田に移植した。栽植密度は11.1, 16, 22.2, 44.4株/m²の4段階とした。この栽植密度は日本晴を使った栽植密度の実験(秋田1982)を参考にし、それぞれの栽植間隔は30×30, 25×25, 15×30, 15×15cmである。1株2本植とした。基肥はN, リン酸, カリそれぞれ成分で4, 8, 8g/m²とした。栽植密度の効果がなるべく遅くまで続くように分けつ肥は与えなかった。穎花分化に最も効果的な時期である穂首分化期(7月21日)にN成分にして0, 2.5, 5, 7.5g/m²の4段階(それぞれ無肥区, 少肥区, 中肥区, 多肥区とする)の追肥処理をそれぞれの栽植密度区で行った。穂首分化期N追肥を主区とする分割区法を採用し、反復は2反復とした。各区の圃場の面積は3.85~14.7m²で、疎植ほど面積を大きくした。

穂首分化期(7月20日), 穎花分化始期(7月31日)に各反復区から8株をサンプリングした。葉身, 根, それ以外の部分(茎)に切断し、根を除いた後、葉身, 茎をそれぞれ80℃で48時間以上乾燥した後、葉身と茎の乾物重を測定した。サンプルを粉碎し、セミミクロケルダール法で葉身と茎のN含有率を測定し、それからシュートN含有率を求めた。

出穂期(8月24~27日)に各反復区8株をサンプリングし、穂数を数えた後、現存穎花数, 現存1次枝梗数, 現存2次枝梗数を調査した。さらに退化穎花数, 退化1次枝梗数と退化2次枝梗数を、松島(1957)の方法により、穎花や枝梗の退化痕跡を数えることによって求めた。分化穎花数は現存穎花数と退化穎花数の和として求めた。分化1次枝梗数, 分化2次枝梗数も同様にして求めた。さらに1次枝梗に着生あるいは分化している穎花を数え、1次枝梗着生穎花数あるいは1次枝梗分化穎花数とした。1次枝梗着生穎花数の現存穎花数に対する割合を1次枝梗着生穎花率, 1次枝梗分化穎花数の分化穎花数に対する割合を1次枝梗分化穎花率とした。さらに以上のような穎花数に関する測定項目について分散分析を行った。

結果

1. 栽植密度と穂首分化期のN追肥が穎花数構成要素におよぼす影響

単位面積当たり現存穎花数, 分化穎花数や穎花数構成要素について分散分析した結果を第30表に示した。栽植密度の効果は面積当たり分化穎花数において5%水準で、1穂穎花数において1%水準で有意であった。穎花数構成要素のうち、穂数と1穂分化1次枝梗数には栽植密度の効果が1%水準で有意であった。いずれの項目についても栽植密度と穂首分化

期N追肥の交互作用は有意でなかった。

単位面積当たり現存穎花数は有意ではなかったが、密植ほど増える傾向があった(第31表)。4つの施肥区をまとめた平均では栽植密度11.1株/m²の疎植区では現存穎花数は25568/m²であったのに対し、44.4株/m²の密植区では13%多い29010/m²となった。無肥区では栽植密度が増加しても現存穎花数はほとんど変わらなかったが、多肥区では栽植密度が高くなると増加した。その結果、一番現存穎花数の多いのは栽植密度44.4株/m²(密植区)、N追肥量7.5g/m²(多肥区)の区で、34675/m²となった。これは武田・広田(1971)のシラヌイの栽植密度試験(300株/m²)で得た36392/m²、秋田(1982)の日本晴の栽植密度試験(25株/m²)で得た36150/m²にやや足りない程度であり、暖地で日本晴を密植して得られる穎花数の上限はほぼこのぐらいであろう。分化穎花数も有意ではなかったが、栽植密度が増加するほど増える傾向にあった。現存穎花数の最も多かった区では分化穎花数も最高の47747/m²であり、これも日本晴の通常の栽培で得られる上限値(小林・堀江 1994)にほぼ近かった。このように密植下で穂首分化期のN追肥を多く与えた条件下では分化穎花数が増加し、その結果、現存穎花数が増加した。密植区の効果が多肥で強く出たことは、秋田(1982)の結果と一致した。

穂数は密植ほど増加し、穂首分化期のN追肥はほとんど関与しなかった。4つの施肥区をまとめた平均では疎植区で355本/m²、密植区では30%多い461本/m²となった。1穂穎花

Table 30. Mean squares from the analysis of variance for spikelet number and spikelet number components under four planting densities and four rates of nitrogen topdressing.

Source of variation	df	Mean square						
		Surviving spikelets	Differen- tiated spikelets	Spikelet number per panicle	Panicle number	Differen- tiated PBs per panicle	Differen- tiated SBs per differen- tiated PBs	Spikelet degener- ation percentage
Main plot								
Block	1	5990991	25141141	49.4	6657	0.0138	0.0520	4.169
Nitrogen	3	59371123	67743773	398.6*	977	0.1783	0.3976*	32.110
Error	3	9040312	23734011	11.0	1202	0.0232	0.0265	7.698
Subplot								
Density	3	18717204	36675753*	115.6**	16299**	2.0145*	0.0157	1.893
Interaction	9	8188207	10014346	22.9	337	0.0202	0.0246	6.094
Error	12	7224584	8398103	10.8	617	0.0319	0.0087	7.018

*, ** Significant at 5% and 1% levels of probability, respectively; ns is not significant.

Table 31. The effect of planting density and nitrogen application at panicle initiation on the numbers of differentiated spikelets, surviving spikelets, and spikelet number components.

Planting density (hill/m ²)	N rate (g/m ²)	Surviving spikelets (/m ²)	Differentiated spikelets (/m ²)	Spikelet number per panicle	Spikelet number components			
					Panicle number (/m ²)	Differentiated PBs per panicle	Differentiated SBs per differentiated PBs	Spikelet degeneration percentage (%)
44.4	0	25117 ± 472	39194 ± 2028	51.9 ± 4.2	486 ± 31	8.66 ± 0.06	1.19 ± 0.08	35.9 ± 4.5
	2.5	24617 ± 583	36797 ± 1064	56.4 ± 0.3	436 ± 8	8.88 ± 0.07	1.28 ± 0.00	33.1 ± 0.3
	5	31630 ± 224	45141 ± 125	70.5 ± 3.2	449 ± 17	9.14 ± 0.29	1.73 ± 0.05	29.9 ± 0.7
	7.5	34675 ± 3908	47747 ± 2981	73.2 ± 4.0	472 ± 28	8.86 ± 0.04	1.87 ± 0.03	27.4 ± 3.7
22.2	0	24922 ± 28	37026 ± 1332	60.2 ± 0.9	413 ± 6	9.52 ± 0.01	1.27 ± 0.05	32.7 ± 2.5
	2.5	25299 ± 882	36947 ± 1653	64.7 ± 1.9	391 ± 25	9.67 ± 0.03	1.39 ± 0.09	31.5 ± 0.7
	5	28769 ± 3297	42107 ± 4729	74.3 ± 0.3	387 ± 46	9.70 ± 0.10	1.78 ± 0.06	31.7 ± 0.2
	7.5	31444 ± 17	43068 ± 515	77.1 ± 3.1	408 ± 17	9.60 ± 0.12	1.75 ± 0.13	27.0 ± 0.8
16	0	23497 ± 4837	33844 ± 6420	62.2 ± 5.6	374 ± 44	9.47 ± 0.21	1.35 ± 0.16	30.6 ± 1.2
	2.5	25778 ± 674	37487 ± 681	66.3 ± 2.2	389 ± 3	9.81 ± 0.05	1.42 ± 0.07	31.2 ± 0.5
	5	27194 ± 762	40339 ± 51	72.8 ± 1.8	374 ± 20	10.06 ± 0.03	1.64 ± 0.15	32.6 ± 2.0
	7.5	28428 ± 1024	40485 ± 759	73.3 ± 0.8	388 ± 18	9.83 ± 0.16	1.64 ± 0.03	29.8 ± 1.2
11.1	0	25332 ± 2351	37674 ± 3499	67.7 ± 1.3	373 ± 28	9.96 ± 0.09	1.51 ± 0.02	32.8 ± 0.0
	2.5	25280 ± 980	36562 ± 1105	70.1 ± 1.2	360 ± 8	10.12 ± 0.04	1.48 ± 0.01	30.9 ± 0.6
	5	23576 ± 7	35919 ± 1228	70.2 ± 1.8	336 ± 8	10.12 ± 0.05	1.58 ± 0.15	34.4 ± 2.2
	7.5	28084 ± 630	39648 ± 233	80.6 ± 1.1	348 ± 13	10.04 ± 0.17	1.86 ± 0.03	29.2 ± 1.2
Mean with grouping four nitrogen treatments								
44.4		29010 ± 1297	42220 ± 473	63.0 ± 2.9	461 ± 3	8.88 ± 0.12	1.52 ± 0.04	31.6 ± 2.1
22.2		27609 ± 1042	39787 ± 2057	69.1 ± 1.5	400 ± 23	9.62 ± 0.06	1.55 ± 0.06	30.7 ± 1.0
16		26224 ± 1487	38039 ± 1612	68.6 ± 0.2	381 ± 21	9.79 ± 0.01	1.51 ± 0.02	31.0 ± 1.0
11.1		25568 ± 499	37451 ± 349	72.2 ± 0.7	355 ± 10	10.06 ± 0.02	1.61 ± 0.04	31.8 ± 0.7
Mean with grouping four planting densities								
	0	24717 ± 1672	36935 ± 3320	60.5 ± 0.4	412 ± 27	9.39 ± 0.06	1.32 ± 0.04	33.0 ± 1.5
	2.5	25243 ± 339	36948 ± 299	64.4 ± 1.4	394 ± 3	9.62 ± 0.03	1.39 ± 0.04	31.7 ± 0.4
	5	27792 ± 957	40877 ± 894	71.9 ± 1.8	387 ± 23	9.76 ± 0.04	1.69 ± 0.10	32.1 ± 0.9
	7.5	30658 ± 559	42737 ± 368	76.1 ± 2.2	404 ± 5	9.58 ± 0.06	1.78 ± 0.05	28.4 ± 0.5

Mean ± SE (n=2).

数は密植によって減少し、穂首分化期のN追肥で増加した。4つの施肥区をまとめた平均では、疎植区の1穂穎花数は72.2、密植区のそれは13%少ない63.0となった。穂数とは対照的に1穂分化1次枝梗数は疎植ほど増加した。すなわち密植区では8.88、疎植区では13%多い10.06となった。1次枝梗の分化する時期より少し早い穂首分化期のN追肥にもかかわらず、1穂分化1次枝梗数に及ぼすN追肥の効果は栽植密度に比べるとあまり大きくはなかった。分化1次枝梗当たり分化2次枝梗数は栽植密度とはほとんど関係がなく、多肥ほど増加した。一番少ない区は密植区の無肥区で1.19、一番多い区は密植区が多肥区の1.87で、密植区の無肥区と比べて57%多くなった。無肥区では栽植密度が高くなるほど分化1次枝梗当たり分化2次枝梗数が小さくなる傾向にあったが、多肥区ではほとんど栽植密度は影響しなかった。穎花退化率は栽植密度とほとんど関係がなく、少肥ほど増加した。この少肥ほど増加するという傾向は密植区の方が著しかった。しかし、27~35.9%とその変動幅は小さく、現存穎花数への寄与はあまり大きくなかった。この実験によると、密植による1穂穎花数の減少は1穂分化1次枝梗数の減少によるところが大きく、分化1次枝梗当たり分化2次枝梗数および穎花退化率はほとんど減っておらず、当初予想されたこの両者の寄与はあまり大きくなかったことが示された。

2. 1次枝梗に着生した穎花の割合

面積当たり現存穎花数のうち1次枝梗に着生した穎花の割合(1次枝梗着生穎花率)は最初の予想に反して栽植密度の影響をほとんど受けなかった(第25図上)。面積当たり分化穎花数のうち1次枝梗に分化した穎花の割合(1次枝梗分化穎花率)も密植によって無肥区と少肥区ではやや高くなったが、中肥区と多肥区ではほとんど変わらなかった(第25図中)。これに対して、1次枝梗着生穎花率や1次枝梗分化穎花率に対する穂首分化期のN追肥の影響は顕著に現れた。すなわち1次枝梗着生穎花率(第25図上)も1次枝梗分化穎花率(第25図中)も穂首分化期のN追肥が多いほど低下した。栽植密度に関係なく、多肥区では1次枝梗着生穎花率が60%程度と低く、一方、無肥区では70%を越えた。

密植にしても1次枝梗着生穎花率が増えなかった理由は、分化1次枝梗当たり分化2次枝梗数が栽植密度の影響を受けなかったこと(第31表)、無肥区と少肥区では1次枝梗分化穎花率が密植によってやや高くなったものの(第25図中)、同時に1次枝梗に分化した穎花の退化率(1次枝梗穎花退化率)も高くなって両者が打ち消しあったこと(第25図下)の2点であった。分化1次枝梗当たり分化2次枝梗数は穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分と高い正の相関があることが報告されている(小林・堀江 1994)。今回の実験でも同様の傾向が得られ、この関係は栽植密度の影響を受けないことがわかった(第26図)。

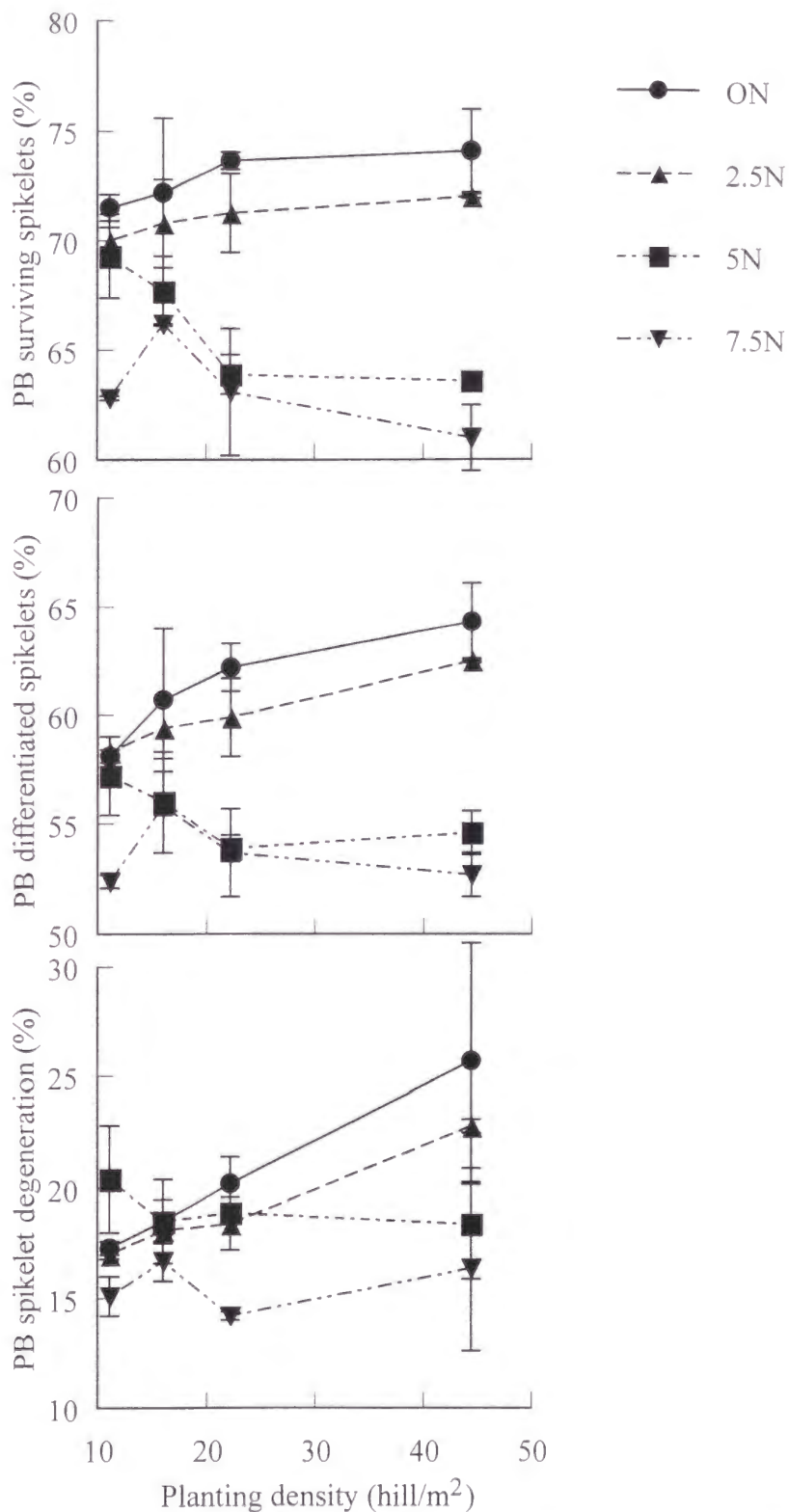


Fig 25. Effects of planting density on the ratio (%) of the number of surviving spikelets on primary rachis-branches to the total number of surviving spikelets (upper), on the ratio of the number of differentiated spikelets on primary rachis-branches to the total number of differentiated spikelets (center) and on the spikelet degeneration percentage of spikelets differentiated on primary rachis-branches (lower).

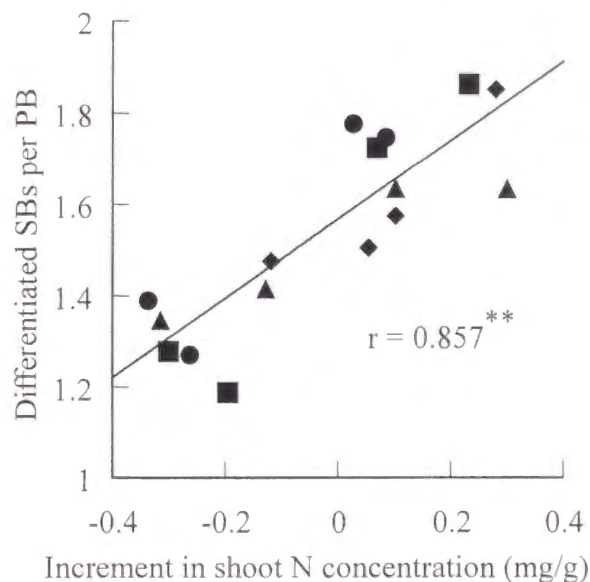


Fig. 26. The effect of the increment in shoot N concentration from panicle initiation to the early spikelet differentiation stage on the number of differentiated secondary rachis-branches (SBs) per differentiated primary rachis-branch (PBs). Symbols are the same as those in Fig. 25.

考察

今回供試した日本晴では密植にすると現存穎花数が増えるのは穂数が増加することが主な要因であり、穎花数構成要素の残り3つのうち1穂分化1次枝梗数(スケール要素)が密植にすると逆に減少し、残りの2つである分化1次枝梗当たり分化2次枝梗数(高次分枝要素)と穎花退化率は密植の影響をほとんど受けないことがわかった。穎花数に対する密植の効果は穂肥が多いほど強く現れた。今回と同じ品種である日本晴を用いた実験(秋田 1982)でも、少肥区では16株/㎡の栽植密度で面積当たり穎花数は最大となり、多窒素区ではそれより密植である25株/㎡で穎花数は最大となった。今回の実験では密植による1穂穎花数の減少はスケール要素の減少によるものであることが示された。密植による1穂穎花数の減少の要因として当初予想された高次分枝要素と穎花退化率の寄与はかなり小さかった。

本実験では密植にしても1次枝梗着生穎花率は増えなかった。その一方で、この章の第1, 2節で認められた穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分と高次分枝要素との間の正の相関関係は異なる栽植密度間でも認められた(第26図)。このことから、密植にすると1次枝梗着生穎花率が高くなると従来まで考えられたのは、密植下では、栄養生長期の生長が過剰となり、穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率が急速に低下し、高次分枝要素が減少したためではないかと考えられる。これに加えて、本実験では、無肥区・少肥区において1次枝梗穎花退化率が密植で高くなったことが

密植による1次枝梗分化穎花率の増加を打ち消し、その結果、いずれの追肥条件においても1次枝梗着生穎花率は栽植密度の影響を受けなかったものと推察した。上林ら(1983)は密植による1穂穎花数の減少を穂型から解析し、下位穂軸節の1次枝梗が退化しやすいことと下位穂軸節位の2次枝梗の減少によるとしており、前者はこの節の結果である密植による高い1次枝梗穎花退化率と関連があり、後者は下位穂軸節位の2次枝梗の分化がシュートN含有率の低下によって抑制されたことと関連があると推察される。

1穂穎花数に関与する2つの要素であるスケール要素と高次分枝要素と栽植密度の関係は対照的であった。スケール要素は前節の結果においては穂数型品種である日本晴においてはN栄養状態にあまり影響されなかったのに対し、高次分枝要素は穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分に大きく支配されていた。一方、この節の結果から密植はスケール要素を減少させるが、密植そのものは高次分枝要素に影響しなかった。さらに山崎(1963c, d)は密植によって栄養生長期のADの基部直径が小さくなることを観察していることおよび第2章第1節で明らかにしたように穂首分化期のADの基部直径とスケール要素には正の相関関係が認められたことから、密植によって穂首分化期においてもADの基部直径が小さくなり、スケール要素を減少させたと推察される。穂重型品種と穂数型品種との間の1穂穎花数の品種間差異は、ADの発達の差を介して、分けつ力の差によって生じているのかもしれない。

イネではかなり高い栽植密度でもすべての個体に穂が生じ、分けつによる調節の不可能となる m^2 当たり600本以上の個体を植えた密植状態でさえすべての個体に穂が生じた(山田 1961a, b)。コムギやトウモロコシは栽植密度がある値を超すと収量が減少する(吉田 1986)。一方、イネには高い分けつ生産能力と同時にかなりの高密度でも穂をつけることのできる高い密植耐性もあるので、かなり広範囲の栽植密度で収量が一定の値をとるとされる(山田 1961a, b, 吉田 1986)。過去の知見およびこの節の結果から栽植密度を高くしても、面積当たり穂数と1穂穎花数の間には負の相関関係があるために面積当たり穎花数はそれほど増加しないようである。しかしながら、栽植様式によって、栽植密度と収量の関係が変わること、すなわち正方形植では比較的低い栽植密度で高い収量が得られ、並木植ではかなり高い栽植密度で高い収量を得た結果もある(Akita and Tanaka 1992)。栽植様式を変えた場合、1穂穎花数の減少を抑え、1次枝梗穎花の割合を増やししながら、密植によって面積当たり穎花数を増加させることができるかもしれない。

第4節 摘要

栽培的に穎花数を制御する最も重要な方法である窒素(N)施肥法と栽植密度の2点から面積当たり穎花数の成立過程を穎花数構成要素に分解する方法によって解析した。本研究では面積当たり穎花数を、第1章で明らかにした1穂穎花数を構成する2つの要素である1穂分化1次枝梗数(スケール要素)、分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数(高次分枝要素)に加えて、面積当たり穂数、分化2次枝梗当たりの分化穎花数、穎花退化率の5つの穎花数構成要素に分解した。第1節では1988、1989年の2年に種々のN施肥パターンで品種日本晴を栽培し、稲体Nと分化穎花数の関係を解析した。第2節では地点(京都、松江、赤名)、作期、N施肥パターンの異なる実験(品種日本晴)から面積当たり穎花数、穎花数構成要素、乾物生産、稲体Nとの関係を回帰分析した(1988-1995年)。第3節ではN以外で最も重要な穎花数制御法である栽植密度と穎花数の関係を11.1-44.4株/m²の栽植密度の範囲で解析した(1997年松江、品種日本晴)。

- 1) 面積当たり分化穎花数は和田(1969)が明らかにしたように単一の要因では穎花分化後期のシュートN保有量と最も高い正の相関関係($r=0.846$)にあった。しかし、穂首分化期以降にN施肥した区の方が単位保有N当たりでより穎花が多く分化する傾向がみられた。
- 2) 面積当たり分化穎花数(Y_d)は穎花分化始期のシュートN保有量(NA)と穂首分化期と穎花分化始期の間のシュートN含有率の増分(ΔNC)の2つからよく説明できた。1988年と1989年の圃場実験から重回帰式を求めると
$$Y_d = 2228NA + 9056 \Delta NC + 23949 \quad (R^2 = 0.917)$$
となった。
- 3) 穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分は分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数(高次分枝要素)と $r=0.933$ という高い正の相関関係にあった。
- 4) 1988-1995年の多数のデータから回帰分析したところ、出穂期における面積当たり現存穎花数、分化穎花数両者ともに面積当たり穂数との相関が最も高く、次に相関の高いのは高次分枝要素である分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数とであった。
- 5) 穎花数構成要素間の相関について調べたところ、1穂分化1次枝梗数(スケール要素)と穎花退化率の間に高い正の、また、分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数(高次分枝要素)と分化2次枝梗当たりの分化穎花数の間に高い負の相関関係が認められた。
- 6) 面積当たり穂数と1穂分化1次枝梗数の積である面積当たり分化1次枝梗数は穎花分化始期のシュートN量と、高次分枝要素は穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分と、穎花退化率は出穂期の分化穎花当たりの乾物重と相関が高かった。しかしながら穎花退化率はN栄養状態とそれほど密接な関係にはなかった。
- 7) 面積当たり分化穎花数と現存穎花数は密植で増加した。密植の効果は穂首分化期のN追肥が

多いほど顕著だった。

- 8) 密植によって、穂数は増加したが、スケール要素は減少し、高次分枝要素と穎花退化率は影響を受けなかった。
- 9) 高次分枝要素が栽植密度の影響を受けなかったことおよび1次枝梗に分化した穎花の退化率が高かったことの2点から、密植によって登熟に有利な1次枝梗に着生する穎花の割合は増加しなかった。
- 10) 異なる栽植密度間でも高次分枝要素は穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分と密接な関係にあった。
- 11) 以上のことから面積当たり分化穎花数は主として穂数とスケール要素の積である面積当たり分化1次枝梗数と高次分枝要素に分解するとN栄養状態と関連づけることができた。すなわち前者は穎花分化始期のシュートN保有量(NA)と、後者は穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分(ΔNC)と関係づけられた。さらに栽培的には前者は栽植密度とN施肥の両方で制御できるが、後者はN施肥でしか制御できないことが示された。

第4章 穎花の分化・退化に及ぼす非構造的炭水化物の役割

水稻の生育は栄養生理学的には主にNと炭水化物によって支配される。N化合物ならびに種々の炭水化物や高分子化合物、植物生長調節物質が複雑に関与して、穂の発育が決定されるので、幼穂原基内での物質の動態は幼穂の発育に消費される炭水化物を反映すると考えられる。石塚・田中(1963)による詳細なイネの栄養生理についての検討では、幼穂原基の発育中の無機成分の推移は以下のように述べられている。幼穂形成期頃はNとリン含有率は高いことから細胞分裂が盛んに行われていること、さらにカリ含有率も高いことから高い浸透圧によって幼穂に水の流れを生じさせているのではないかと推察している。カリウムとシュクロースの転流(高橋ら 1980)および高分子炭水化物の合成との関連(矢崎 1994)から、幼穂に相当量のシュクロースが移行し、より高分子の炭水化物の合成材料として利用されていることは確実である。この点から非構造的炭水化物(NSC)量が幼穂の発育を支配する可能性は十分にあると考えられる。

村上(1960)はADのシュクロース、フルクトース、グルコースをクロマトグラフィーで測定し、ADの可溶性糖類は幼穂分化が形態的に明瞭になる日の3日前ではグルコースを除くと減少するが、分化直後にはいずれの糖も増加し、特にシュクロースの増加が顕著であることを示した。さらに栄養生長期が進むにつれてADに多糖類蓄積が進み、中央部母細胞群や外鞘部に多糖類を含む小粒が認められるようになるが、短日処理などで幼穂分化を促進させると多糖類は減少する(村上 1960)。水稻の呼吸を測定すると、出穂前には穂の呼吸速度は極めて高く、他の器官の2倍以上であり、穂の発育には多量の炭水化物を構成材料として、呼吸基質として必要としているとみられる(山田ら 1953)。水稻においてADあるいは幼穂原基の呼吸速度を測定した例は見あたらないが、コムギにおいて呼吸に関連する酵素を組織化学的に測定すると、生殖生長期へ移行する時期になると、呼吸関連酵素の活性が増し、その分布は栄養生長期にはADの先端に集中していたが、AD全体に万遍なく分布するようになった(Opatrna 1975)。LupinusのADの呼吸速度は生育が進むにつれて、ADの細胞数の増加するためだけでなく、細胞当たりの呼吸速度の増加もともない、増加する(Sunderland and Brown 1956)。

和田(1969)は穎花分化に必要な炭水化物は微量なのでその影響は小さく、退化穎花数にも穎花分化後期から出穂期までの乾物生産量が関係し、炭水化物は寄与しないと報告している。しかし、Hasegawaら(1994)は水稻の面積当たりの穎花数を幼穂形成期の乾物重とN含有率の2つから説明し、前者は穎花数に対して、飽和曲線的な反応を示すことから、利用可能な炭水化物量が穎花生産に関与していることを予想している。さらに遮光実験、剪葉、剪根などを生殖生長期の種々の期間に行った松島(1957)の実験からは穂首分化期から出穂期のいずれにおいても1穂穎花数が影響を受けているので、Nだけでなく炭水化物も間接的には穎花数に関与しているの

はないかとも考えられる。和田(1969)の実験では遮光率は50%であり、遮光処理の解析を施肥や品種間の比較と一緒にしているため、遮光による炭水化物枯渇の影響が明確に出ていない可能性がある。そこで本章では82%という高い遮光率の区および間引き区の両方を設けることによって、水稻体内の炭水化物含量をできるだけ幅広く変化させようとした。そして、第1節では分化穎花数に及ぼすNSCの影響を、第2節では前章で栄養状態との関係がほとんど認められなかった退化穎花数および穎花退化率とNSCの関係の定量化を試みた。

第1節 分化穎花数に及ぼす非構造的炭水化物の影響

非構造的炭水化物(NSC)は体構成物質の材料として、あるいは呼吸基質として利用されるので、枝梗や穎花の分化に不可欠である。和田(1969)は、穎花分化期ごろの幼穂はきわめて小さいので、NSCの要求量はほとんど無視できると考えている。3品種を比較した実験では穎花の発育と同化産物の濃度との間には関係がみられなかった(Mohapatra and Sahu 1991)。しかしながら、穂首分化期から穎花分化始期までの90%の遮光によって1穂穎花数は減少した(松島 1957)。和田(1969)の実験では遮光強度は50%しかなく、遮光期間を含む生殖生長期に乾物重が増加している。乾物重が減少するような強度の遮光ならば穎花分化に必要な少量のNSCも幼穂に供給できなくなり、穎花の分化が減る可能性がある。この実験では、稲体のNSCが枯渇する程度の強度の遮光を含めて、NSCと分化穎花数の関係を定量化することを目的として、3段階の遮光と1段階の間引き処理によって、稲体のNSC量を変え、それと分化穎花数の関係を調査した。

材料と方法

1. 栽培概要

コシヒカリと日本晴の2品種を供試した。実験は島根大学生物資源科学部附属生物資源教育研究センター本庄農場(松江市上本庄町)で行った。箱育苗による30日苗を1996年5月15日に1株2本植、栽植密度22.2株/m²(栽植間隔15×30cm)で移植した。施肥は第32表のようにした。Nは穎花の分化に最も強く影響を与えることから、NSCの影響のみを明らかにするために、遮光、間引き処理中はN追肥は行わなかった。実験は2反復とした。処理区の面積は遮光区の4m²から間引き区の20m²までの範囲であった。

2. 処理方法

遮光処理は穂首分化期(コシヒカリ7月1日、日本晴7月8日)から穎花分化始期までの8日間行った。遮光処理は34%と58%の2種類の寒冷紗(クラレ製クレモナ寒冷紗#100, #610)を組み合わせることによって、34%(弱遮光処理)、58%(中遮光処理)、82%(強遮光処理)の3段階を設けた。

Table 32. The amount (g/m²) and the time of basal application and topdressing in two cultivars (Koshihikari and Nipponbare).

Cultivar		Basal	Tillering	Panicle formation	Booting
Koshihikari	N	3	0	1.5	1.5
	P ₂ O ₅	3	0	0	0
	K ₂ O	3	0	3	0
Nipponbare	N	4	1	2.5	2.5
	P ₂ O ₅	4	0	0	0
	K ₂ O	4	1	5	0

* Active tillering stage (Nipponbare, June 1).

** Panicle formation stage (Koshihikari, July 18; Nipponbare, July 18).

*** Booting stage (Koshihikari, July 30; Nipponbare, July 28).

同じ株内の分けつはほとんど2, 3日のうちに穂を分化させるので(松島・真中 1956), この実験での遮光期間はほとんどの分けつについて穂首分化期から穎花分化始期までの期間を含んでいと考えられた. 間引き処理は穂首分化期に1条おきに田面から約5cm上を鎌で切除してすることによって行った. 幼穂の発育段階は約3日おきに数株, 主稈をサンプリングし, 実体顕微鏡下で検鏡することによって調査した.

3. 調査項目

処理開始時と処理終了時に各区8株ずつ地上部を抜き取りサンプリングした. 草丈, 葉面積, 分けつ数を測定後, 根を除き, 葉身とそれ以外(茎葉)に分けた. 葉身と茎葉をそれぞれ80℃48時間以上通風乾燥し, 器官別乾物重を測定した. これを粉碎して, NとNSCの分析に供した. N含有率はセミマイクロケルダール法で測定した.

NSCは可溶性糖とデンプンの和とした. サンプルを80%エタノール水溶液で抽出し, 可溶性糖をアントロン硫酸法で分析した. 抽出残渣をアミログルコシダーゼで加水分解し, Fキット(ペーリンガー・マンハイム社)によってデンプンの量を測定した.

分化穎花数は現存穎花数と退化穎花数の和とした. 出穂数日前に各区8株ずつサンプリングした. 退化穎花数は退化痕跡を実際にルーペもしくは実体顕微鏡で拡大し, 数えた(松島 1957). 分化1次枝梗数, 分化2次枝梗数も同様に調査した. 無効分けつの分化穎花数, 分化1次枝梗数, 分化2次枝梗数は調査対象としなかった.

結果

1. 分化穎花数, 分化1次枝梗数, 分化2次枝梗数

コシヒカリと日本晴の出穂日はそれぞれ8月9日, 8月19日で, 処理によって出穂日は影響を受

けなかった。遮光処理は分化穎花数に有意な影響を与えなかった(第33表)。処理によってコシヒカリと日本晴の株当たり穎花数はそれぞれ1414~1687(対照区との比89~104%), 1317~1656(対照区との比80~124%)の範囲で変動したが、有意差は認められなかった。しかしながら有意ではなかったが、間引き処理はコシヒカリで4%、日本晴で24%と若干、分化穎花数を増やした。分化1次枝梗数も両品種で処理の影響をほとんど受けなかった。

しかしながら、分化2次枝梗数は処理の影響を多少受けた。コシヒカリでは強遮光区と中遮光区で分化2次枝梗数が減ったが、有意ではなかった。間引きは分化2次枝梗数を少し増やし、とくに日本晴では有意だった。両品種ともに処理は穂数に影響しなかった。このことから無効分げつに着生した穎花数や枝梗数はほとんど無視できると判断した。

Table 33. The effects of shading and thinning on the number of differentiated spikelets, primary rachis-branches (PBs), secondary rachis-branches (SBs) , and panicle number per hill.

Cultivar	Treatment	Differentiated spikelets	Differentiated PBs	Differentiated SBs	Panicle number
Koshihikari	Heavy shading	1512 a	143 a	248 a	16.1 a
	Moderate shading	1414 a	130 a	237 a	14.9 a
	Light shading	1687 a	147 a	297 a	16.1 a
	Thinning	1656 a	135 a	304 a	15.8 a
	Control	1593 a	137 a	281 a	15.4 a
Nipponbare	Heavy shading	1427 a	143 a	223 a	17.1 a
	Moderate shading	1511 a	148 a	242 a	16.7 a
	Light shading	1317 a	130 a	211 a	15.4 a
	Thinning	1656 a	141 a	290 b	16.3 a
	Control	1332 a	121 a	225 a	14.5 a

Means in the same cultivar within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% level of LSD.

2. 乾物生産と分配

遮光処理はコシヒカリの乾物生産を減らした(第27図)。処理開始時のコシヒカリのシュート乾物重は12.51g/株であった。処理期間中の対照区のコシヒカリのシュート乾物増加量は3.84g/株であり、一方、強遮光区のそれは-0.85g/株で、処理期間中に乾物重が減少した。間引き処理でコシヒカリの処理期間中におけるシュート乾物増加量は4.45g/株であり、対照区よりも16%多かった。日本晴についての乾物生産に及ぼす遮光の影響ははっきりしなかったが、間引き処理による処理期間中のシュート乾物増加量が7.78g/株であり、対照区の171%となった。両品種ともに葉身重よりも茎葉重の変化の方が大きくなった。とりわけ間引き処理によって茎葉重が増加した。処理によって葉身と茎葉の間での乾物分配が変化した。葉面積、草丈、分げつ数

のような形態的形質はほとんど影響されなかった(第34表).

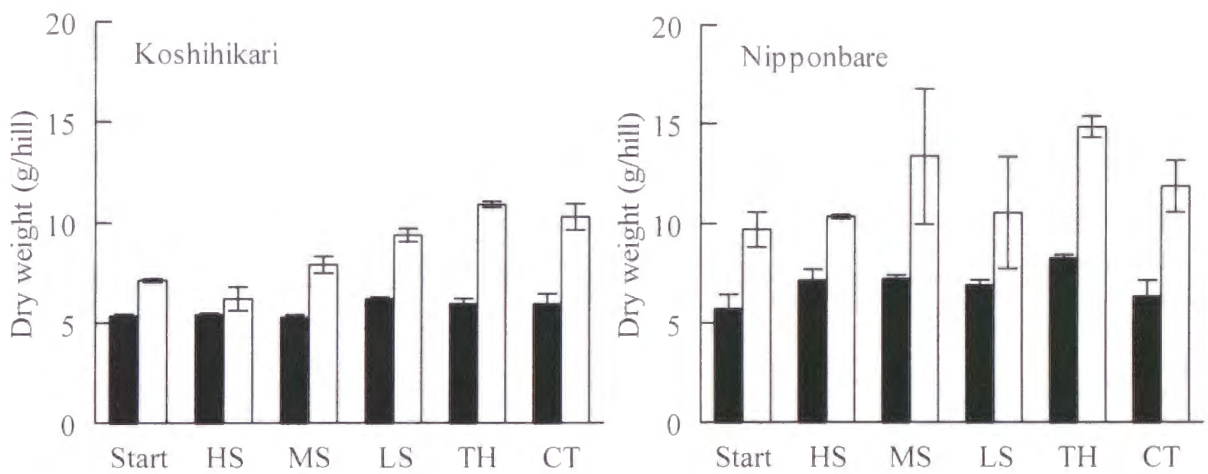


Fig. 27. Dry weight distribution between leaves and stems in Koshihikari (left) and Nipponbare (right), eight days after the start of shading and thinning. Leaf weight (black bar) is the weight of leaf blades. Stem weight (white bar) is the weight of the rest of aboveground parts. Bars indicate standard errors (n=2). Start: at the start of the treatments, HS: heavy shading (82% shading), MS: moderate shading (58% shading), LS: light shading (34% shading), TH: thinning, CT: control.

Table 34. The effects of shading and thinning on leaf area, plant length, and tiller number.

Cultivar	Treatment	Leaf area (per hill)	Plant Length (cm)	Tiller number (per hill)
Koshihikari	Heavy shading	1457.5 a	75.8 a	19.2 a
	Moderate shading	1708.9 a	72.7 a	19.0 a
	Light shading	1467.0 a	74.0 a	20.5 a
	Thinning	1506.5 a	71.0 a	21.0 a
	Control	1517.1 a	70.8 a	20.9 a
Nipponbare	Heavy shading	2007.4 a	71.7 a	23.1 a
	Moderate shading	1935.1 a	73.5 a	20.1 a
	Light shading	1809.2 a	68.5 a	21.0 a
	Thinning	1988.8 a	71.6 a	21.3 a
	Control	1587.8 a	66.6 a	19.0 a

Means in the same cultivar within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% level of LSD.

3. 非構造化炭水化物含量

遮光処理は両品種とも処理終了時(穎花分化始期)のNSC含有率を有意に減少させた。とくに強遮光処理は両品種ともにNSC含有率を著しく減らした(第35表)。強遮光によってNSC含有率は対照区に比べてコシヒカリで21%、日本晴で46%になった。弱遮光ではコシヒカリのNSC含有率は

対照区の65%になったが、日本晴では94%になった。遮光処理は両品種でNSC含有量も減少させたが、日本晴では茎葉重がほとんど減らなかったのも、有意ではなかった。間引きによってコシヒカリでは13%NSC含有率が上昇したが、日本晴ではやや減った。しかしながら間引きによって茎葉重が増加したのでNSC含有量は両品種ともに増加した。

処理開始時にNSC含有量はコシヒカリで0.71g/株、日本晴で1.59g/株あった。強遮光区ではかなりNSC含有率が減ったが、それでも強遮光区の日本晴ではNSC含有量が0.91g/株残っていた。日本晴では強遮光区においても処理期間中に茎葉重が増加していることも合わせると、このことは強遮光区でも処理以前に十分なNSCを蓄積していたためにNSCを完全には消費させられなかったことを示している。

Table 35. The effects of shading and thinning on the content of non-structural carbohydrate (NSC) in the stems.

Cultivar	Treatment	The concentration of NSC in stems (mg/g)	The amount of NSC in stems (g/hill)
Koshihikari	Heavy shading	34.3 a	0.22 a
	Moderate shading	105.3 b	0.84 b
	Light shading	104.4 b	0.99 b
	Thinning	181.1 c	1.98 c
	Control	159.8 c	1.65 c
Nipponbare	Heavy shading	87.7 a	0.91 a
	Moderate shading	128.3 b	1.78 a
	Light shading	181.0 c	1.91 a
	Thinning	177.7 c	2.65 a
	Control	192.1 c	2.29 a

Means in the same cultivar within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% level of LSD.

4. 窒素含有量

遮光処理が分化穎花数を決定する最も重要な要因である穎花分化始期のシュートN含有量の及ぼす影響は有意ではなかった(第36表)。コシヒカリのシュートN量は210.8~263.2mg/株(対照区比93~116%)、日本晴のそれは215.0~294.3mg/株(対照区比103~137%)にわたった。処理によって茎葉重が変化したにもかかわらず(第19図)、茎葉のN含有量と葉身と茎葉間でのN分配は処理の影響を受けなかった。このことから本実験では遮光がN量を変化させて分化穎花数に及ぼす影響はほとんど無視できると考えられた。

両品種ともに遮光によって各器官のN含有率が上昇したが、間引きはN含有率には影響しなかった。強遮光区のコシヒカリと日本晴のシュートN含有率はそれぞれ22.6mg/g、16.3mg/gで、対

照区よりそれぞれ64%, 40%高かった。両品種ともに葉身よりも茎葉の方がN含有率の変化が大きかった。とりわけ強遮光区のコシヒカリでは対照区よりも76%も茎葉のN含有率が上昇した。

Table 36. The effects of shading and thinning on nitrogen content in rice.

Cultivar	Treatment	Nitrogen amount (mg/hill)			Nitrogen concentration (mg/g)		
		Leaves	Stems	Shoot	Leaves	Stems	Shoot
Koshihikari	Heavy shading	171.2 a	90.8 a	261.9 a	31.5 a	14.8 a	22.6 a
	Moderate shading	134.1 a	76.7 a	210.8 a	25.4 a	9.7 a	16.0 a
	Light shading	167.4 a	95.8 a	263.2 a	26.9 a	10.2 a	16.9 a
	Thinning	138.2 a	89.1 a	227.3 a	23.0 a	8.1 a	13.4 a
	Control	139.5 a	87.1 a	226.6 a	23.2 a	8.4 a	13.8 a
Nipponbare	Heavy shading	181.6 a	104.9 a	286.4 a	25.3 a	10.1 a	16.3 a
	Moderate shading	177.6 a	116.7 a	294.3 a	24.6 a	9.0 ab	14.6 a
	Light shading	145.9 a	74.3 a	220.9 a	21.0 a	7.1 bc	12.8 a
	Thinning	183.3 a	103.3 a	286.6 a	22.1 a	6.9 c	12.4 a
	Control	123.8 a	91.2 a	215.0 a	19.4 a	7.6 bc	11.7 a

Means in the same cultivar within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% level of LSD.

考察

遮光や間引き処理によって穂首分化期から穎花分化始期までのNSC含有量は確実に変化した。が、分化穎花数はほとんどその影響を受けなかった。この結果から圃場条件下で得られる通常のNSC量の範囲内では、分化穎花数に及ぼすNSCの直接的な影響は無視できると考えられた。82%の強遮光で両品種ともにNSC含有率は対照区の60%以下となった。和田(1969)は茎葉中の蓄積炭水化物は分化穎花数に影響しないと報告している。コムギでは面積当たり子実数は開花前30日間の日射量と積算温度の比であるphotothermal quotientと密接に関係がある(Fischer 1985)。photothermal quotientの増加は乾物の増加を介した植物体内のNSCの増加と関連づけられる。コムギの生殖生長期はイネよりもずっと長いので、コムギでは子実数が乾物生産とより密接に関連しているのかもしれない。Hasegawaら(1994)は幼穂形成期におけるN含有率に対して直線的に、乾物重に対して飽和曲線的に穎花数が反応することを示して、地上部乾物重と穎花数の飽和曲線的な反応と可溶性炭水化物の関係を考察している。このように炭水化物や同化産物と子実数あるいは穎花数との関連が示唆されながらも、しかしながら、イネにおいても(Mohapatra and Sahu 1991)、コムギにおいても(Mohapatraら 1983)、実際に測定された幼穂中の同化産物濃度と小穂発育の間には量的関係が認められなかった。穎花の分化にはごくわずかのNSCしか必要ないと考えられるが、この節の実験結果から圃場条件では乾物重の減少するよう

な厳しい遮光条件でも植物体内のNSCは消耗してしまわないと示唆された。すなわち本実験でも強遮光区のコシヒカリには処理後に0.22g/株のNSCしかなかったが、穎花の分化にはこの程度の少量のNSCで十分なのかもしれない。

処理によって葉身と茎葉間での乾物分配が変化した。分化穎花数は影響されなかった。遮光や間引きは葉身、茎葉、根、幼穂間での乾物分配を変えるかもしれない。幼穂と葉身が乾物の分配において他の器官よりも優先されるならば、穎花分化期の幼穂の大きさが非常に小さいことから、炭水化物の幼穂での必要量は少なく済む。処理は分化1次枝梗数に影響しなかった。1穂分化1次枝梗数は理論的に分化可能な最大の穎花数を決めると考えられている(松葉 1991)。分けつ数、葉面積、草丈などの他の形態的形質は強遮光の影響を受けなかった。このことからイネではコムギほど形態的形質が同化産物の量に反応するのではないことが示唆された。

松島(1957)は生殖生長期における90%遮光で穂数と1穂穎花数の両方が減ることを示した。遮光時期により、遮光は穂数、1穂穎花数の一方あるいは両方に影響する。分けつ期や穂首分化期直前までの遮光は収量構成要素のうち穂数しか減らさない(松島 1957)。本研究では遮光は穂数も1穂穎花数も減らさなかった。しかしながら、幼穂分化以前の遮光は穂数を減らすことによって穎花数を減らす可能性がある。生殖生長初期の遮光は穂数と1穂穎花数を減らした(松島 1957)ケースもあるので、NSCが穎花分化に間接的な影響を及ぼす可能性は必ずしも否定できない。

第2節 退化穎花数に及ぼす非構造的炭水化物の影響

減数分裂期を中心として生殖生長期中期の遮光(松島 1957), 不十分なN栄養(松島 1957, Senanayakeら 1996), 剪葉や剪根(松島 1957)によって退化穎花数が増加する。出穂前15~5日頃の減数分裂期を中心とした生殖生長期中期の遮光は対照区に比べて1穂穎花数を半分程度にした(松島 1957)。日本では穎花の退化を抑制するための穂肥を生殖生長期中期に与える。このようなことから穎花の退化の増加にはおそらく光合成の抑制によって不足した利用可能な炭水化物量が関与すると考えられる。

退化穎花数を定量するために穎花の退化と生存について異なるメカニズムを元にした2つの仮説を立てた。仮説Ⅰは生殖生長期中期に利用可能な炭水化物量によって現存穎花数が比例的に決定されるというものである。コムギでは面積当たりの子実数は、開花前30日間の平均気温と日射量から決められる photothermal quotient と関連づけられている (Fischer 1985)。photothermal quotient は生殖生長期における乾物生産量と結びつけられている。この考えでは生殖生長期中期において同化産物の量に見合うだけの穎花が生産されると仮定される。もう一つの仮説(仮説Ⅱ)は分化穎花当たりの利用できる炭水化物量が穎花の生存数を決めることを通して穎花退化率を決定するというものである。この仮説は分化穎花間の競合を強調している。和田(1969)は面積あたり退化穎花数を穎花分化終期から出穂期までの分化穎花当たりの乾物生産量と結びつけ、穎花の退化は競合によって起こると考えている。この考えでは退化した穎花に供給された同化産物は浪費されたとみなされる。

利用可能な炭水化物量を評価する方法はいくつかあるが、この実験では2つの評価法を用いた。一つは生殖生長期中期の乾物生産量であり、もう一つは減数分裂期の非構造的炭水化物(NSC)量である。生殖生長期には穂もそれ以外の器官も急速に生長し、多くの同化産物を必要とするので、穎花発育のために利用される炭水化物の指標として乾物生産量は退化穎花数を定量する上でよい指標だと考えられる。NSCは生殖器官の発達のために不可欠な基質であるので、減数分裂期のNSC量もまたよい指標と考えられる。実際、器官の発育を扱ったモデルには炭水化物の移動量を指標としたものがある(Dayanら 1981, van Keulen 1983)。

この節では穎花の退化と利用可能な炭水化物量との定量化し、穎花退化の定量化には2つの仮説のどちらが適当かを検証した。そのために利用可能な炭水化物量を変えるために生殖生長期中期に遮光と間引きを行った。出穂期に退化穎花数を数えて、それとシュート乾物増加量、NSC含量との間の関係を検討した。

材料と方法

1. 栽培方法と処理

1996年にコシヒカリと日本晴を供試した。栽培方法は第4章1節と同様である。遮光処理は減数分裂期始め(コシヒカリ7月23日, 日本晴8月1日)から7日間行った。遮光処理は3段階で, その程度と方法は前節と同様である。間引き処理も減数分裂期始めに行い, 処理方法は前節と同様であった。

2. 調査項目

処理開始時と終了時にN含有率とNSC含有率を測定した。測定方法は前節と同様である。前節と同様に草丈, 葉面積, 分げつ数, 器官別乾物重, 分化穎花数, 退化穎花数, 現存穎花数を調査した。

結果

1. 退化穎花数に及ぼす遮光と間引きの影響

処理によって出穂日は影響を受けず, コシヒカリと日本晴でそれぞれ8月9日, 8月19日となった。ほとんどの穎花の分化が終わってから処理を行ったので, 分化穎花数は遮光や間引きの影響を受けなかった(第37表)。コシヒカリは日本晴よりも分化穎花数が多かった。遮光処理は両品種ともに退化穎花数を増やした。特に強遮光区では対照区と比べて退化穎花数はコシヒカリで44%, 日本晴で42%増加した。間引き処理はコシヒカリで7.9%, 日本晴で37%退化穎花数を減らした。穎花退化率も退化穎花数の増減にともない, 処理の影響を受けたが, 分化穎花数の多いコシヒカリの方が穎花退化率も高くなった。

2. 乾物生産と分配に及ぼす遮光と間引きの影響

遮光は両品種とも処理期間での乾物生産量を減らした(第28図)。処理開始時にはコシヒカリのシュート乾物重は29.80g/株あった。処理期間中に対照区では2.33g/株, 強遮光区では1.53g/株, 間引き区では6.49g/株だけ乾物重が増加した。日本晴でも同様の結果が得られた。

両品種とも葉身重よりも茎葉重の方が大きく変化した。葉身重は処理期間中にほとんど増減しなかった。間引きは特に茎葉重を増やした。葉身と茎葉間での乾物分配が処理によって変化した。他の形態的形質(葉面積指数, 草丈, 分げつ数)は処理の影響を受けなかった(データ示さず)。

3. 非構造性炭水化物含有率

遮光処理は両品種ともに処理終了時の茎葉のNSC含有率を有意に低下させた(第38表)。特に強遮光区のコシヒカリと日本晴のNSC含有率はそれぞれ対照区に比べて67%, 62%減った。NSC含有率と乾物重の積である茎葉のNSC量も遮光によって有意に減少した。間引き処理はコシヒカリ

と日本晴のNSC含有率をそれぞれ18%, 28%と有意に増加させた。茎葉重も増加したので、間引きによってコシヒカリと日本晴の茎葉NSC量はそれぞれ38%, 55%増加した。

Table 37. The effects of shading and thinning on the numbers of differentiated spikelets, degenerated spikelets, surviving spikelets, and spikelet degeneration percentage.

Cultivar	Treatment	Differentiated spikelets (per hill)	Degenerated spikelets (per hill)	Surviving spikelets (per hill)	Spikelet degeneration percentage (%)
Koshihikari	Heavy shading	1803 a	385 a	1419 a	21.2 a
	Moderate shading	1859 a	272 a	1587 a	14.3 a
	Light shading	1881 a	278 a	1603 a	14.8 a
	Thinning	1790 a	246 a	1543 a	13.9 a
	Control	1820 a	267 a	1553 a	14.3 a
Nipponbare	Heavy shading	1436 a	246 a	1191 a	16.4 a
	Moderate shading	1313 a	127 a	1186 a	9.5 a
	Light shading	1368 a	127 a	1241 a	9.0 a
	Thinning	1388 a	109 a	1279 a	8.0 a
	Control	1461 a	173 a	1289 a	11.4 a

Means in the same cultivar within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% level of LSD.

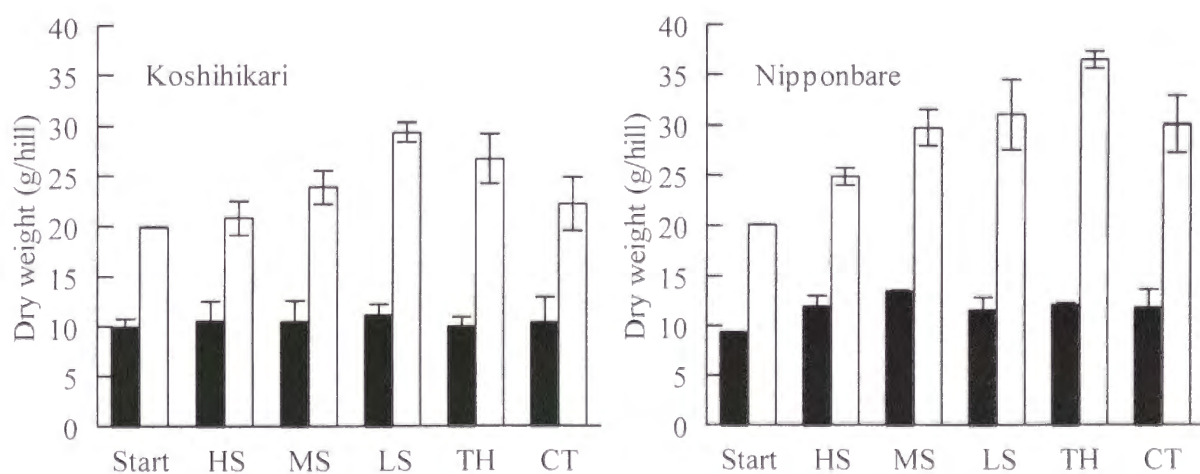


Fig. 28. Dry weight distribution between leaves and stems in Koshihikari (left) and Nipponbare (right), seven days after the start of shading and thinning.

Leaf weight (black bar) is the weight of leaf blades. Stem weight (white bar) is the weight of the rest of aboveground parts. Bars indicate standard errors (n=2).

Start: at the start of the treatments, HS: heavy shading (82% shading), MS: moderate shading (58% shading), LS: light shading (34% shading), TH: thinning, CT: control.

Table 38. Effects of shading and thinning on the content of non-structural carbohydrate (NSC) in the stems.

Cultivar	Treatment	The concentration of NSC in stems (mg/g)	The amount of NSC in stems (g/hill)
Koshihikari	Heavy shading	49.4 a	1.00 a
	Moderate shading	79.7 a	1.87 a
	Light shading	132.5 b	3.88 bc
	Thinning	174.5 c	4.67 c
	Control	147.7 b	3.39 b
Nipponbare	Heavy shading	056.1 a	1.40 a
	Moderate shading	106.3 b	3.15 b
	Light shading	125.5 bc	3.85 bc
	Thinning	188.9 d	6.88 d
	Control	147.6 c	4.44 c

Means in the same cultivar within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% level of LSD.

4. 利用できる炭水化物量と現存穎花数の関係

仮説 I は現存穎花数は生殖生長期中期の利用できる炭水化物量によって決まることを主張している。ここでは利用可能な炭水化物量は処理期間中のシュート乾物増加量あるいは処理終了時の茎葉NSC量とした。同じ品種内では乾物生産量あるいはNSC量と現存穎花数の間には高い正の相関関係にあった(第39表)。しかしながら両品種の回帰直線は大きく異なり、両品種を込みにすると現存穎花数と2種類の利用できる炭水化物量との相関は正でなくなった。同化産物はLAIやN含有率と深い関わりにあるので、現存穎花数と処理終了時におけるこれらの値との関係を調べたが、むしろ負の相関関係が得られた。

Table 39. Regression coefficients between the number of final spikelets and several parameters.

Cultivar	NSC	DM	LAI	NA
Koshihikari	0.588 ns	0.696 ns	0.439 ns	-0.100 ns
Nipponbare	0.802 ns	0.567 ns	-0.161 ns	-0.893 *
Both cultivars	-0.068 ns	-0.563 ns	-0.778 *	-0.910 **

NSC is the amount of non-structural carbohydrate in the stems at the end of the treatments (at the meiosis stage).

DM is shoot dry matter production during the treatments (the mid-reproductive stage).

LAI is leaf area index at the end of the treatments.

NA is the amount of shoot nitrogen at the end of the treatments.

* and ** show significant at 5% and 1% level of probability, respectively.

ns show not significant at 5% level of probability.

5. 1分化穎花当たり利用できる炭水化物と退化穎花数の関係

仮説Ⅱは分化穎花当たりの利用できる炭水化物量と穎花退化率の間に関係があることを主張している。分化穎花当たりの乾物生産は穎花退化率と高い負の相関関係にあった(第29図, $r=-0.866^{**}$)。処理終了時の分化穎花当たりのNSC量もまた穎花退化率と高い負の相関関係にあった(第30図, $r=-0.835^{**}$)。第4表の結果とは違い、この2つの関係は両品種を込みにしても成り立った。このことから仮説Ⅱの方が妥当であることがわかった。

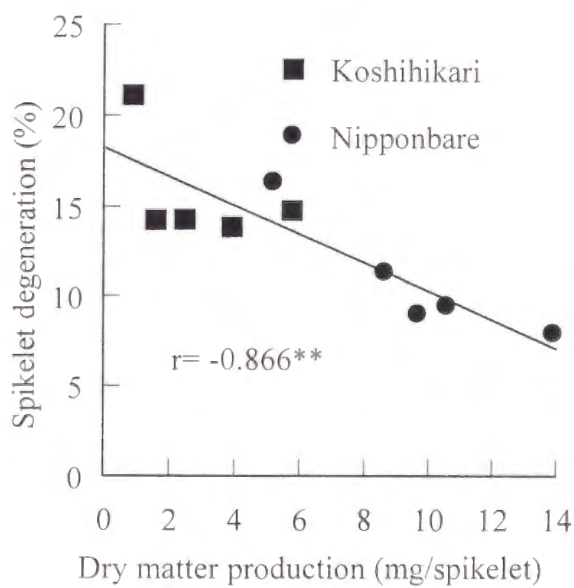


Fig. 29. The effects of the dry matter production during the shading and thinning treatments during the mid-reproductive stage on the spikelet degeneration percentage.

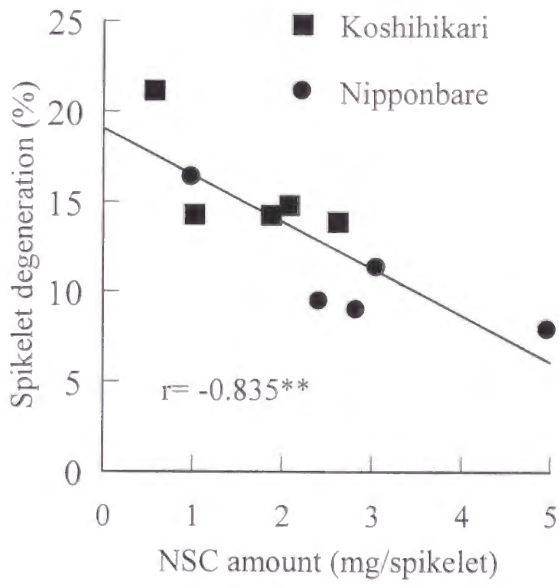


Fig. 30. The effects of the amount of non-structural carbohydrate (NSC) in the stems per differentiated spikelet at the end of the shading and thinning treatments during the mid-reproductive stage on the spikelet degeneration percentage.

考察

穎花退化率は生殖生長期中期における分化穎花当たりの乾物生産量あるいは減数分裂期における分化穎花当たりのNSC量と高い負の相関関係にあった。この結果は仮説Ⅱ—分化穎花当たり利用できる炭水化物量が穎花退化率を決めることを通して、現存穎花数を決める—を支持した。仮説Ⅱは穎花の生長の盛んな生殖生長期中期に分化穎花が同化産物を競合するという仮定を元としている。

仮説Ⅱとは対照的に、現存穎花数と生殖生長期中期の乾物生産量あるいはNSC量との間には弱い相関関係しか認められなかった。このことから現存穎花数はイネでは生殖生長期中期に利用可能な炭水化物量と比例していないことがわかった。Fischer(1985)は春コムギでは面積当たり子実数と乾物生産と関係の深いphotothermal quotientの間に直線的な関係があることを示して

いる。Hasegawaら(1994)はN含有率とシュート乾物重の2つのパラメーターから面積当たり穎花数を説明するモデルを作った。このモデルでは乾物重に対する穎花数の飽和曲線的な反応が可溶性炭水化物含有率と関連づけられている。この飽和曲線は乾物の一部が穎花生産に利用されないことを示唆している。この減少はイネの部分登熟期の中で無駄となった炭水化物と比較できるだろう。退化穎花に利用された炭水化物は無駄に消費されたといえる。

生殖生長期において、穂の発育に必要な炭水化物は、登熟に向けて蓄積される炭水化物や節間伸長のために利用されるそれと競合する。マンリョウ(日本型品種)とIR29723-3-2-1(インド型品種)を使った長期試験で、秋田(1991)は穎花数と生殖生長期の乾物生産量から出穂期のNSC量を引いた値の間に正の相関関係を認めた。この関係からシンク形成と登熟のためのNSC蓄積の間の競合をみとめ、NSCを盛んに蓄積することはシンクサイズ拡大に矛盾することを示した。同化産物の強力な競合相手となりうる稈の伸長は穂の分化と発達の時期とほぼ重なっている(Murata and Matsushima 1975, Pattanaik and Mohapatra 1988)。これらの事実から穎花の発達は穎花同士の競合のみならず茎葉でのNSC蓄積や節間伸長とも競合していることが示唆される。穎花と他の器官の間での利用できる炭水化物のより正確な評価が、退化穎花数の定量には必要であろう。

生殖生長期中期の乾物生産は現存穎花数と比例的でなかった。この結果から減数分裂期には分化穎花間に同化産物の競合が生じていることおよび一部のNSCは退化穎花に無駄に利用されていることがわかった。穎花数を増やすには穎花と他の器官との間の炭水化物の利用を最適化し、効率的に穎花生産に炭水化物を利用することが必要であると推察される。

第3節 摘要

面積当たり穎花数に及ぼす非構造的炭水化物(NSC)の影響を解析するために、第1節では分化穎花数の決定に重要である穂首分化期から穎花分化始期までの期間に、第2節では退化穎花数の決定に重要である減数分裂期を中心とした生殖生長期中期において、3段階の遮光処理と1段階の間引き処理を行い、茎葉のNSCと分化穎花数および退化穎花数との関係の定量的解析を行った。1996年、松江においてコシヒカリと日本晴の2品種を供試して実験した。

- 1) 穂首分化期から穎花分化始期までの遮光処理および間引き処理は処理期間中の乾物生産量と処理終了時の茎葉NSC量を有意に変化させた。さらに遮光処理は葉身と茎葉に分配される乾物の割合を変化させた。しかし、1穂に理論的に分化可能な穎花数を決めると考えられる1穂分化1次枝梗数も分化穎花数も処理の影響を受けなかった。
- 2) 穂首分化期から穎花分化始期までの遮光処理はシュートN含有率を高めたが、穎花の分化を

促進しなかった。

- 3) 以上のことから圃場レベルで測定されるNSCの範囲では分化穎花数とNSCの間の関係はほとんどないことが示された。
- 4) 減数分裂期を中心とした生殖生長期中期の遮光処理と間引き処理は処理期間中の乾物生産量と処理終了時の茎葉NSC量を有意に変化させた。その結果、退化穎花数は遮光によって増加し、間引きによって減少した。コシヒカリは日本晴よりも分化穎花数が多く、その結果、退化穎花数、穎花退化率ともにより高かった。
- 5) 退化しないで生き残った現存穎花数と生殖生長期中期に利用可能なNSC量の相関は品種内ではある程度高かったが、両品種を込みにすると低くなった。このことから利用可能なNSCの量に比例して現存穎花数が決まるわけではないことが示唆された。
- 6) 分化穎花当たり利用可能なNSC量と穎花退化率の間には両品種を通して、高い正の相関関係が認められた。このことから、分化穎花間の同化産物の競合を通して、穎花の退化が決定されること、それぞれの穎花が利用可能なNSC量が穎花退化率を決定することが示唆された。
- 7) 穎花退化率には穂の構造要素(スケール要素・高次分枝要素)はほとんど関与しなかった。

第5章 総合考察

本研究の目的は水稻の面積当たり穎花数の成立過程を明らかにすることであり、そのために形態と栄養生理の両面から穎花数の成立過程を解析した。第1章では形態的に穂の構造を解析した結果、穂の構造は1穂分化1次枝梗数で表されるスケール要素と分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数で表される高次分枝要素の2つから成り立っていることが示された。この2つの構成要素に加えて、第3章での解析では面積当たり穎花数はその形態的な成立過程から、穂数、1穂分化1次枝梗数、分化1次枝梗当たり分化2次枝梗数(2次枝梗に着生する穎花数はほぼ一定とみられた)、穎花退化率の4つの構成要素(穎花数構成要素)に分解し、それぞれの穎花数構成要素を稲体の形態的、生理生態的な要因と結びつけることができた。穎花数に関与する要因として、生理的には、4つの主要な要因(穎花分化始期のシュートN量、穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分、植物生長調節物質、穂ばらみ期の乾物生産量あるいはNSC量)が、そして形態的には、2つの主要な要因(穂首分化期のADの大きさ、幼穂形成期における幼穂での維管束の発達)が予想される。このようなさまざまな生理生態的、あるいは形態的な要因が相互に関連しながらどのようにして面積当たり穎花数を決定するのか過去のさまざまな研究成果ならびに本研究の結果から現在のところ考えられる範囲を1穂穎花数に関しては第31図に、面積当たり穎花数に関しては第24図(第3章)にまとめた。

面積当たり穂数とスケール要素である1穂分化1次枝梗数の積である面積当たり分化1次枝梗数は、植物体の大きさと比例する穎花分化始期のシュートN量と密接な関係にあった(第3章)。本研究の結果から、短日処理によって栄養生長期の長さを変えたり、N施肥を変えるとアケノホシにおいてはスケール要素は穂首分化期のADの基部直径と高い正の相関関係にあった。ADの大きさは生育にともない次第に大きくなる(Evans 1960, 山崎 1963b, Lyndon 1998)。N施肥(山崎 1963c)、疎植(山崎 1963c)、ジベレリンの投与(清水 1965, 山岸ら 1994)などの環境的要因でもADの大きさを変えることができる。穂数型品種では1穂穎花数は少なくなり、穂重型品種でそれが多いのは個々の茎の充実度が違うためだと考えられ、1穂穎花数の多い品種は稈が太いこと(大川・石原 1992)および第一稈基直径が大きいこと(松島 1957)から、この茎の充実度はADの大きさにかなり反映され则认为られる。すなわち穂数と個々の穂の充実度の積である面積当たり稲体の充実度に応じて1次枝梗を分化させるのではないかと推察される。このことは密植にして穂数を増やしても個々の茎を充実させなければ十分な穎花数を確保できないとする見方(稲葉 1993, 橋川 1996)を支持する。N不足や密植による各茎の栄養あるいは環境状態の悪化がADの発達を悪くし、

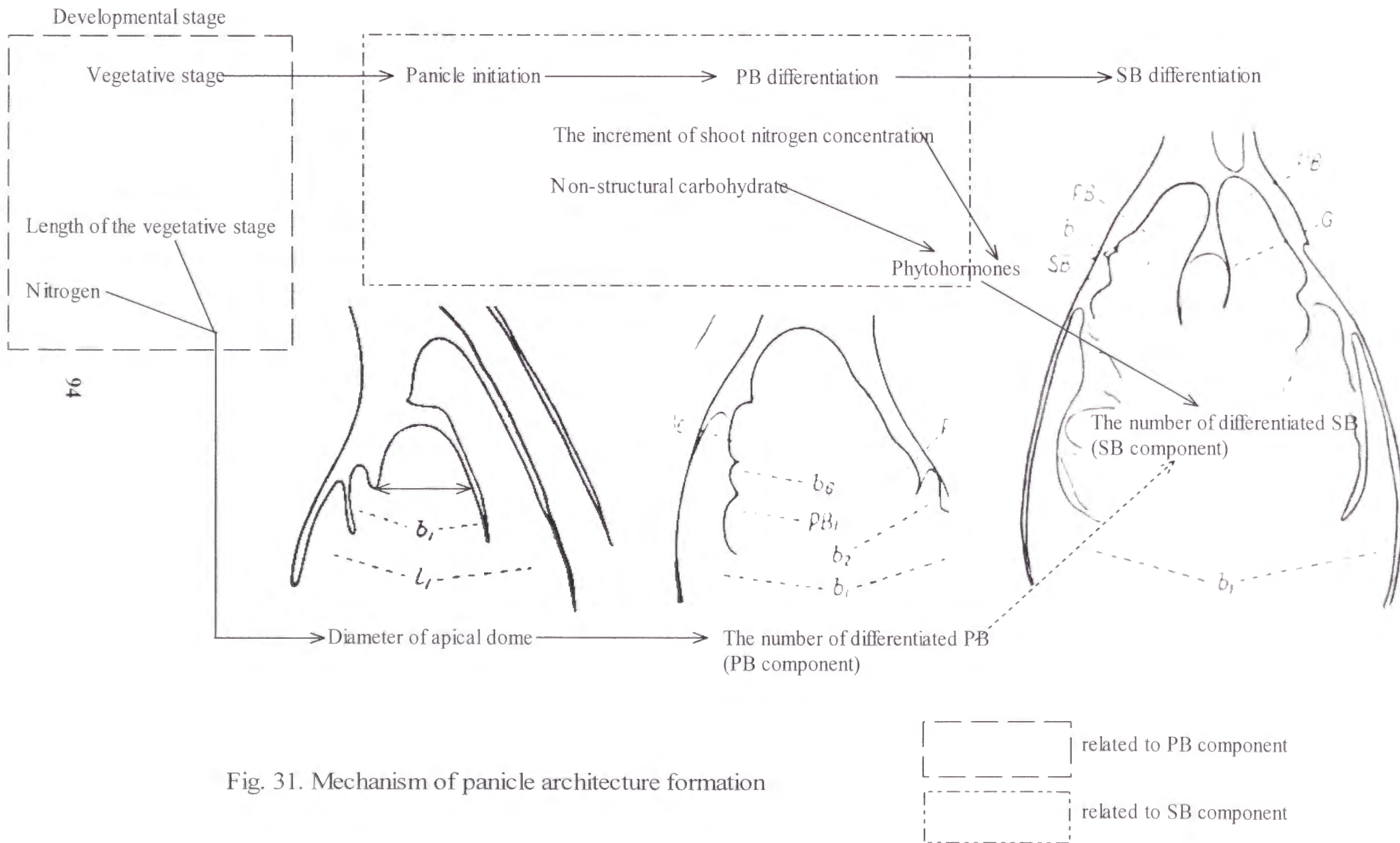


Fig. 31. Mechanism of panicle architecture formation

分げつするたびに母茎のADの大きさが減少すれば、茎の充実度とADの大きさの関連を直接的に説明できるかもしれない。しかし、茎の充実度をADの大きさと結びつけるだけでは、茎の充実度というあいまいな概念を科学的な吟味に耐えるほど具体的な指標としたとは言いがたい。さらに分げつ原基そのものはADから直接分化するのではなく、葉原基の葉縁部の直下に分化し(星川 1975)、しかも、分げつのその後の発達は環境条件に大きく支配されるという事実(花田 1977)も以上のような考え方には否定的である。しかしながら、ADは植物体の中で最も優先的に同化産物が配分される器官と見られる(久野 1979)ので、ADの基部直径と同化産物供給量の両者の量的関係が分げつの有効化と1穂に分化する1次枝梗数を決定する可能性も考えられる。

アケノホシに関してはADの基部直径によってかなりの程度まで、スケール要素を説明できたにもかかわらず、今回の研究では1穂穎花数の品種間差異をADの大きさだけでは説明できなかった。NPTでは確かに穂首分化期のADの基部直径は大きく、1穂分化穎花数も多かったが、タカナリ、アケノホシではADの基部直径はコシヒカリと有意な違いは認められなかった(第2章)。いくつかの研究では穂首分化期のADの大きさと1穂穎花数の間の関係を認めている(福嶋 1999, 穆ら 2000)。このようなことからADの基部直径はスケール要素を支配する要因の1つと考えられるが、それ以外にN, NSC, 植物生長調節物質の関与も考えられ、そのためにスケール要素とADの基部直径の間の相関係数は福嶋(1999)、穆ら(2000)においてもそれほど高くならなかったと考えられる。スケール要素は到穂日数や栄養生長期の長さとも関連が深く、長い栄養生長期はおそらくADの基部直径の拡大に有利ではないかと推察される。

それでは穂首分化期のAD基部直径がなぜ1次枝梗の分化に関与するのだろうか。1次枝梗の分化はADの内部であるcorpusから始まること(清水ら 1968)、1次枝梗は2/5開度で穂軸上に展開することから(松島・真中 1956)、ADの基部直径が大きいほど1次枝梗が分化できる領域が広いことあるいはそれにともない分化能力のある細胞数が多いことと関連づけることができるかもしれないが、想像の域を超えない。

出穂期での貯蔵炭水化物もしくは登熟期の同化能力にほぼ比例する穎花分化始期頃の稲体の大きさに適合して1次枝梗が分化するのに対し、高次分枝要素である分化1次枝梗当たりの分化2次枝梗数は幼穂形成期のN施肥(松島 1957)、ジベレリンの投与などに敏感に反応する(山岸ら 1994)。これは幼穂形成期の環境条件に対して、穎花の分化が適切に調節される機構だと考えられる。すなわち、N施肥、多照などの良好な環境条件にあるとき水稻はその大きさに合わせるよりも多くの穎花を分化させても十分に登熟させる能力・可能

性を持つため、2次枝梗の分化を促して、穎花数を増やし、逆にN不足、寡照などの環境の悪化に対しては2次枝梗の分化を抑え、穎花数を減らすのではないかと推察される。登熟に有利な1次枝梗に着生する穎花数を確保しながら、登熟には劣るものの環境に応じて2次枝梗に着生する穎花を増やすことは、環境への敏速な適応機構と考えることができる。

作物の生育に必要なエネルギーも構成物質も光合成で作られるから、水稻の穎花数も最終的には作物が一生涯を通して得られる光合成産物あるいは乾物生産量と均衡させて決まるはずであり、決まるべきでもある。さらにNは植物の生育で最も不足しがちな多量要素である一方、栽培条件下ではその最適な幅が狭く、容易に過剰になりやすい要素でもあり、作物の生育はNに対して鋭敏に反応する。しかしながら、Nと炭水化物が植物の生育を大局的には支配しているにもかかわらず、必ずしも直接的にはこの両者が穎花数を制御しているとは考えにくい。その理由の一つはNや炭水化物は穎花のみならず、光合成器官である葉や養分を吸収する器官である根など作物体すべての生育に関与するからである。さらに、植物生長調節物質はNと炭水化物量を変えることなく、穎花数を変えるという直接的な証拠もある(Mohapatra and Sahu 1991)。本研究では幼穂の炭水化物量と分化穎花数の関係は明確ではなかったことも、このことを反映した結果と考えることができる(第4章)。

穂首分化期以降のN含有率の上昇による2次枝梗分化の促進はおそらく植物生長調節物質の働きを介して誘導されていると考えられる。イネにおいてはサイトカイニンが根で合成され、地上部へ移行していき、細胞分裂に強く関与していることが知られている(折谷 1990)。また、N施肥によってサイトカイニンの生成が増加する(Yoshida and Oritani 1974)ので、N施肥によって促進される2次枝梗の分化とサイトカイニンの関連は十分に考えられる。植物における種々のN関連代謝系の活性化においてはNそのものが植物の器官間のシグナルとなる例は少なく、根で合成され、そこから地上部へ送られるサイトカイニンがこの役割を主に果たしていると考えられている(榊原 1999)。おそらくN施肥は根部に作用してサイトカイニンを地上部に送ることによって穎花数を増加させると推察される。

しかしながら植物生長調節物質を外生的に投与した場合、穎花数に影響を及ぼす物質としてはジベレリン(清水 1965, 山岸ら 1994)が挙げられ、サイトカイニンの効果は認めた例はいまのところ少ない(折谷 1992)。関本(1995)はGA3とジベレリン生合成阻害剤であるユニコナゾールPを使い、GA3は1穂穎花数を増加させるが、穂数は減少させ、一方、ユニコナゾールPは穂数は増加させるが、1穂穎花数を減少させることを明らかにした。IR8由来の半矮性遺伝子d₄₇を水稻品種しおかりに導入し、準同質遺伝子型系統を育成してその多面発現作用を調べた実験(Kinoshita and Shinbashi 1982)では、d₄₇は穂数、千粒重には影響を及ぼさないが、しお

かりに比べ、1穂穎花数と稈長をそれぞれ58, 57%に減少させた。このことは短稈・半矮性の形質と1穂穎花数の関連を予想させ、半矮性の形質の発現と深く関わっているジベレリンも関与しているのではないかと考えられる。蓬原(1979)はジベレリンによる籾数増加作用は矮性系統の水稻で大きく、矮性遺伝子は枝梗の分化と生長の両者に対して抑制的に働き、とくに2次枝梗の分化を著しく抑制し、これが主因で1穂籾数が少なくなっていることを示した。ところが内生レベルではジベレリン含量は幼穂分化期頃にむしろ減少する(Osadaら 1973, Kobayashiら 1989)。このようなことから穎花の分化には、ジベレリンあるいはサイトカイニンが単独で関与しているのではなく、オーキシン、ジベレリン、サイトカイニンの量的バランスが関与していると考えられる(Patel and Mohapatra 1992)。

このように穎花数の成立過程における、スケール要素と高次分枝要素という2つの穎花分化促進に関する過程を経た後、最終的な穎花数の調節は穎花の退化によって行われる。通常条件下では分化穎花数と退化穎花数には高い正の相関関係がある(和田 1969)ので、ここまで検討してきたように穎花の分化はかなり巧妙に制御されているように考えられるが、日照不足(松島 1957)、硫化水素などによる秋落(嵐 1960)など穂ばらみ期の環境が悪くなれば、穎花を退化させて穎花数のさらなる微調節を水稻は行っていると予想できる。和田(1969)は穎花の退化を穎花分化後期から出穂期までの乾物生産量と関連づけている。本研究でも穎花退化率は生殖生長期中期の分化穎花当たりの乾物生産量あるいはNSC量と関連づけられた(第4章)。

穎花退化のメカニズムはほとんどわかっていない。第1章で示したようにたいていの退化穎花は穂の基部に存在し、頂部の穎花はほとんど退化しない(Patel and Mohapatra 1992)。しかしながら、穂の上位と下位節の枝梗を比較したときに、同化産物の濃度と穎花の発育の間には因果関係が認められなかった(Mohapatra and Sahu 1991)。インド型品種は1穂穎花数が多く、1次枝梗当たりの穂首節大維管束数も多い(福嶋・秋田 1997)。この追加された大維管束は穎花分化始期に分化する(福嶋・秋田 1997)。このようにインド型品種において1穂穎花数が増えるのは、維管束の発達と関連づけられるかもしれない。これらの大維管束の発育程度が分化した穎花に供給されるNSC量を支配する可能性もある。ヒヨコマメの落莢についてSheldrake(1979)による同化産物の競合を扱った水力学的なモデルでは、落莢は莢間での同化産物の競合で決まる。彼のモデルでは主に維管束を表す管の直径が同化産物の供給を制限するが、これはイネにおける大維管束の発達と比較できるだろう。穎花退化の最も発生しやすい減数分裂期に穎花の各器官は急速に発達する(武岡 1965)。さらに荒井・河野(1978)は穎花の発育を穂上位置別に追跡し、上位穎花に比べ下位穎花の発育は劣り、しかも初期成長が停滞することを示した。この

ことから穎花の急速に発達する時期には同化産物の供給が不足し、それに維管束の発達の良否がともない、穎花の発育の停滞ないし退化が起こると予想される。川竹(1942)は開花の早い強勢な穎花は登熟上有利であり、しかも維管束が太いことを示した。一方、本研究でも明らかにされたように、穂の下部の穎花である弱勢穎花は開花時期が遅く、退化しやすい。このことは維管束と穎花の退化の関係を示唆すると思われる。武岡(1977)は幼穂分化の早い時期に穂首大維管束と止葉の維管束が連絡することから両者の密接な関係を示唆している。

以上述べたように面積当たり穎花数が決まるまでには多くの過程が関与し、それぞれの過程に種々の要素が働きかけていると推察する。従来までは穎花数構成要素のある一つの要素に注目して面積当たり穎花数を増やすことが試みられ、面積当たり穂数(松島 1973)、1穂1次枝梗数と1次枝梗当たり2次枝梗数の両方で決定される1穂穎花数(松葉 1991, Pengら 1999)、穎花の退化(Senanayakeら 1996)のそれぞれに注目した研究がなされてきた。特に松島(1957)および和田(1969)の明らかにしたように、穎花分化後期までに吸収したN量と穎花数の密接な関係はN施肥の合理的な決定に大きな貢献をしてきた。しかし、N量と穎花数の関係には暖地と寒地で差がみられた。すなわち寒地の方が吸収N当たりの穎花生産効率が低いことが示されている(Murayama 1969)。それでは結局、暖地と寒地の穎花生産効率の違いは何か。本研究の示した穂首分化期から穎花分化始期までのシュートN含有率の増分と高次分枝要素との密接な関係から、暖地水稻では旺盛な乾物生産の結果、穂首分化期以降のN含有率が急速に低下し、その結果、高次分枝要素が減少し、穎花生産効率を低下させていることが示唆された。和田(1981)は栄養生長停滞期のN追肥によって、穎花生産効率を高め、1穂穎花数を増やすことを示している。栄養生長停滞期の後半は穂首分化期から2次枝梗分化期までにほぼ相当する。一方、Hasegawaら(1994)は幼穂形成期のN濃度と穎花数の関係が直線的である一方、乾物重と穎花数の関係が飽和曲線で示されることから、暖地水稻ではN濃度の低さそのものが穎花生産に不利であるのではないかと見ている。

水稻の穎花数は利用可能な炭水化物量と比例的関係にはなかった(第4章)。穎花数の決定にはN、NSC、植物生長調節物質、ADの大きさなどが相互に関係しているからと考えられる。西南暖地の水稻栽培では過繁茂の問題がよく取り上げられ、秋落(嵐 1960)や栄養生長停滞期でのN栄養(和田 1981)と関連づけられて考えられてきた。過繁茂とは乾物生産量は豊富でありながら、それが収穫対象である子実に利用されないことだと定義できる。すなわち同化産物を栄養生長器官と生殖生長器官に最適に分配できない状態だといえる。穎花の退化も暖地での穎花生産効率の低下と関与している可能性も考えられる。出穂期には

イネの形態は完成しているので、栄養生長器官と生殖生長器官の間の同化産物分配を最適に制御する上で、穎花数の決まる穂首分化期から穂ばらみ期までの期間がとりわけ大切だと考えられる。

本研究から今後の課題として3つ挙げられる。第1の課題は、穎花数を増加させる育種的な方向を示すことである。面積当たりはいくつかの遺伝子が関与している量的形質である。このような形質の遺伝子座分析は近年急速に発達してきた量的形質遺伝子座(QTL)解析によって実現できるようになってきた。穎花数に関しても、主に1次枝梗と2次枝梗に分解する形でQTL解析が進められている。笹原ら(1999)は維管束と1次枝梗、2次枝梗数についてQTL解析している。長田ら(2000a, b)はQTL解析によって1穂穎花数に関して、1次枝梗および1次枝梗当たり2次枝梗に関与する、異なる染色体上にある2つの遺伝子座を推定しており、前者は本研究におけるスケール要素と、後者は高次分枝要素と対応させることができるかもしれない。本研究では穎花の退化には品種間差異はほとんど認められなかったので、この2つの要素と穂数要素の3つが面積当たり穎花数の品種間差異を支配していると推察される。今回供試した品種について3つの要素のうち、どれがその穎花数の増加に寄与しているかを第40表にまとめた。穂数の増大による穎花数増加の方向は行き詰まっており(武田ら 1984)、高次分枝要素を増加させるだけでは登熟性に問題を残すので、今後はスケール要素を増加させることによって穎花数を増加させた品種を育成する方向が望ましいと考える。そして早生で多収の品種育成のためには栄養生長期の長さの支配力の大きいADの基部直径を改善して拡大し、スケール要素をさらに増大する必要がある。ハイブリッドライスは種子の胚が大きく、そのことが旺盛な初期生育と関連しているといわれる。胚の大きさとADの大きさの関連はわかっていないが、ハイブリッドライスのADの基部直径も大きい可能性はある。また、NPTは葉の展開速度が速く、ADの基部直径も大きい傾向にあった。

Table 40. Relative evaluation of factors in increasing spikelet number per unit area.

Cultivars	Tillering factor	Scale factor	Branching factor
Nipponbare, Asahi	★★★		
IR36, IR72	★★★		★
New plant type,		★★★	★
Akenohoshi, Takanari		★★	★★
Nanjin 11	★★	★★★	★
Suweon 258	★	★	★★★★
Milyang 23,	★★★	★	★★

★★★★: strong factor, ★★: medium factor, ★: weak factor.

た。このことからADにおける細胞分裂速度の早い系統ではADがより早く大きくなる可能性もある。このような品種を探索すれば生育期間と1穂穎花数の強い結びつきを少しは打破できるのかもしれない。

第2の課題は、穎花数の決定はN、NSC、植物生長調節物質、ADなどが複雑に関与して決まるので、個々の要因だけでなく、多数の要因を同時に考慮して、解析していく必要がある。

第3の課題は、穎花生産効率の高い水稻栽培技術の開発である。本研究で示唆されるように穂首分化期前後のN施肥による穎花生産効率の向上はN施肥効率自体を高めるであろう。さらに基肥や分けつ肥は稲体や根圏の十分な発達以前に行われるので、吸収効率自体が低いのに対し、穂首分化期前後のN施肥は吸収が速やかに行われるので、施肥効率が良く、その結果、環境へのN流出も少ない利点がある。

水稻の穎花数の向上はしかしながら、施肥方法の改善によってのみ可能な部分はそれほど大きくはないであろう。Evans(1993)は作物の収量の向上が育種、栽培の両面からなされてきたことを述べ、しかも品種、N施肥、水利用効率などのすべての要因の向上が相乗的に働いているのであり、育種あるいは栽培技術単独ではないことを強調している。耐肥性の強い品種の導入という育種的側面が、多量のN施肥を前提とする追肥重点型の施肥体系を可能にしたのであり、育種とN施肥の相乗作用である。この時代にはN当たり穎花数を改善する必要は認められなかった。また、半矮性遺伝子は穎花数そのものにはマイナスに働くらしく、それがシンクサイズ確保のために穂数を増やすためにN多投に拍車をかけざるを得なかったものと推察される。このような半矮性品種の欠点を克服する品種として、長稈穂重型の品種による多収も提唱されている(石原 1997)。今後は1穂穎花数の著しく増大した品種が育種的に実現されてきていることから新たなN施肥体系が求められると考えられる。このような多収品種は低Nでも多収だという報告(Hasegawa 1998)があり、さらに、橋川(1996)は耐肥性の弱い品種では松島(1973)の栽培理論が有効であることを認め、日本晴などの耐肥性の向上した品種では穂首分化期前後のN施肥による穎花数と収量の増大する可能性を示している。タカナリ、アケノホシではN当たりの穎花数は日本晴より向上し、しかも施肥により敏感に反応して穎花数を増やす(小林 1995)。したがって、このような新しいタイプの穂重型品種を用いればN施肥量をそのものを削減しながらN効率の高い穂首分化期での追肥を中心とした栽培も可能になるかもしれない。これが妥当ならば基肥を多量に与える現在の多収栽培とは異なり、環境への負荷の少ない多収栽培に近づいた施肥方法が開発される可能性は十分にあると考える。

イネの遺伝的な特性を十分に理解し、N当たりの穎花数の多い品種を育成し、この品種をN吸収効率の高い栽培法で育てるならば環境への負荷を抑えた形で多収を実現できるのではないだろうか。

引用文献

- 秋田謙司 1982. 作物の競合並びに補償に関する研究. 第11報 水稻の収量構成要素に及ぼす栽植密度の影響. 神大農研報 15:17—21.
- Akita, K. and N. Tanaka 1992. Effects of planting density and planting patterns of young seedlings transplanting on the growth and yield of rice plants. Jpn. J. Crop Sci. 61:80—86.
- 秋田重誠 1991. 水稻におけるシンクサイズと非構造的蓄積炭水化物量の関係. 日作紀 60(別1): 88—89.
- 天野高久・師常俊・秦徳林・津田誠・松本保博 1996a. 中国雲南省における水稻多収穫の実証的研究. 第1報 ジャポニカハイブリッドライス楡雑29号の多収性. 日作紀 65:16—21.
- 天野高久・師常俊・秦徳林・津田誠・松本保博 1996b. 中国雲南省における水稻多収穫の実証的研究. 第2報 ジャポニカハイブリッドライス楡雑29号の籾数生産. 日作紀 65:22—28.
- 荒井邦夫・河野恭宏 1978. 水稻の穂の発育に関する研究. 第1報 穂上位置別にみた穎花の発育の特徴. 日作紀 47:699—706.
- 嵐嘉一 1960. 水稻の生育と秋落診断. 養賢堂, 東京. 10—45.
- Daily, G., P. Dasgupta, B. Bolin, P. Crosson, J. du Guerny, P. Ehrlich, C. Folke, A.M. Jansson, B.-O. Jansson, N. Kautsky, A. Kinzig, S. Levin, K.-G. Maler, P. Pinstруп-Andersen, D. Siniscalco and B. Walker 1998. Food production, population growth, and the environment. Science 281:1291—1292.
- Dayan, E.H., H. van Keulen and A. Dovrat 1981. Tiller dynamics of rhodes grass after defoliation: A model called TILDYN. Agro-Ecosystem 7:101—112.
- 出井嘉光 1975. 水田における有機物の集積と分解. 土肥誌 46:251—254.
- Evans, L.T. 1960. The influence of environmental conditions on inflorescence development in some long-day grasses. New Phytol. 59:163—174.
- Evans, L.T. 1993. Crop Evolution, Adaptation and Yield. Cambridge University Press, Cambridge. 317—364.
- Evans, L.T. 1999. Steps towards feeding the ten billion: A crop physiologists view. Proc. Int. Symp. "World Food Security", Kyoto:1—7.
- Fischer, R.A. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar

- radiation and temperature. J. Agric. Sci., Cambridge 105:447—461.
- 福寫陽・秋田重誠 1997. イネにおける穂軸の大維管束の走向と分化時期の品種間差異. 日作紀 66:24—28.
- 福寫陽 1999. イネの1穂穎花数を規定する穂の分枝の分化・発育に関する発育形態学的解析. 日作紀 68:77—82.
- 蓬原雄三 1979. 水稻における矮性突然変異の発現様式とその遺伝. 清水正治編, 作物の形態形成論. 養賢堂, 東京. 179—187.
- 花田毅一 1977. 水稻における分けつ芽の分化ならびに発育に関する研究. 東教大農紀要 23:43—137.
- Hasegawa, H. 1998. High yielding rice cultivars with chemicals and irrigation perform best even at low N fertilizer rate. Jpn. J. Crop Sci. 67(Extra Issue 2):344—345.
- Hasegawa, T., Y. Koroda, N.G. Seligman and T. Horie 1994. Response of spikelet number to plant nitrogen concentration and dry weight in paddy rice. Agron. J. 86:673—676.
- 橋川潮 1996. 低投入稲作は可能. 橋川潮編, 低投入稲作は可能. 富民協会, 大阪. 13—234.
- 橋本良一・藤巻宏・松葉捷也・原田二郎 1983. 多収特性を備えた稲品種の穂の着粒構造. 北陸農試報 25:193—206.
- 速水和彦 1983. 水稻多肥多収性品種の生理生態的特性の解明. 第2報 光合成同化産物の受容系能率, 供給系能率からみた多肥多収性品種の特性. 東北農試研報 68:21—43.
- 平岡潔志・建部雅子・米山忠克 1992. 養分の吸収・分配, シンク(穂)の特性からみた関東146号(タカナリ)の多収性. 土肥誌 63:517—523.
- 星川清親 1975. 解剖図説イネの生長. 農山漁村文化協会, 東京. 216—243.
- 星野孝文・鈴木守・平岡博幸 1980. 日韓水稻新品種の収量関連特性の解明. 第1報 収量および乾物生産特性について. 日作紀 49(別1):13—14.
- 市橋秀樹・山縣弘忠 1984. 水稻品種における1穂穎花数と節間長及び稈径との関係. 近畿作育会報 29 : 46—50.
- 市橋秀樹・山縣弘忠 1986. 水稻品種における1穂穎花数と穂首稈径との関係. 近畿作育研究 31 : 30—33.
- 稲葉光國 1993. 太茎・大穂のイネつくりーポストV字型稲作の理論と実際一. 農山漁村文化協会, 東京. 1—241.

- 石原邦 1997. 1996年度日本作物学会シンポジウム(2). 1. 収量ポテンシャルを探る作物の生態生理からみた多収一水稻を例として一. 農及園 72:555—560.
- 石川哲也・藤本寛・桃木信幸・丸山幸夫・秋田重誠 1999. 水稻品種タカナリの出穂期までの乾物生産と穎花数の決定. 日作紀 68:63—70.
- 石塚喜明・田中明 1963. 水稻の栄養生理. 養賢堂, 東京. 1—307.
- Jackson, J.A. and R.F. Lyndon 1990. Habituation: Cultural curiosity or developmental determinant? *Physiol. Plant.* 79:579—583.
- 上林美保子・熊谷幸博・佐藤友彦・馬場広昭・笹原健夫 1983. 水稻の穂の構造と機能に関する研究. 第5報 栽植密度・肥料水準をかえた場合の穂型の変動. 日作紀 52:266—282.
- 川竹基弘 1942. 穂上の位置による稲の小穂枝梗の維管束数の差異と開花, 玄米重との関係. 農及園 17 : 1009—1010.
- Khush, G.S. 1996. Prospects of and approaches to increasing the genetic yield potential of rice. In R.E. Evenson et al. eds., *Rice Research in Asia: Progress and Priorities*. CAB International, Wallingford. 59—71.
- Kinoshita, T. and N. Shinbashi 1982. Identification of dwarf genes and their character expression in the isogenic background. *Jpn. J. Breed.* 32:219—231.
- Kobayashi, M., A. Sakurai, H. Saka and N. Takahashi 1989. Quantitative analysis of endogenous gibberellin in normal and dwarf cultivars of rice. *Plant Cell Physio.* 30:963—969.
- 小林和広 1995. アケノホシと日本晴の窒素栄養状態から見た穎花数の比較. 日作紀 64(別1):170—171.
- 玖村敦彦 1990. 物質生産・物質配分からみた収量向上戦略. 松尾孝嶺ら編, 稲作大成 遺産編. 農山漁村文化協会, 東京. 576—581.
- 久野勝治 1979. 高等植物のShoot Apexにおける物質分布—その発育にともなう変遷—. 清水正治編, 作物の形態形成論—その現状と展望—. 養賢堂, 東京. 15—27.
- 黒田栄喜・阿部進・石橋富久子・平野貢・村田孝雄 1999. 水稻における1株穂数と主茎, 1次分げつおよび2次分げつ1穂粒数との関係の品種間差異. 日作紀 68:385—389.
- 楠谷彰人・上田一好・浅沼興一郎・豊田正範 1999. 水稻における多収性の品種生態に関する研究—ソース・シンク比と収量との関係—. 日作紀 68:21—28.
- 経塚淳子 2000. イネ科植物の茎頂分裂組織. 岡田清孝ら監修, 新版植物の形を決める分子機構—形態形成を支配する遺伝子のはたらきに迫る—. 秀潤社, 東京. 81—88.

- Lyndon, R.F. 1998. The Shoot Apical Meristem: Its Growth and Development. Cambridge University Press, Cambridge. 174—177.
- Maksymowych, R., R.E. Cordero and R.O. Erickson 1976. Long-term developmental changes in *Xanthium* induced by gibberellic acid. Am. J. Bot. 63:1047—1053.
- 真中多喜夫・松島省三 1971. 水稻収量成立原理とその応用に関する作物学的研究. 第100報 穂相による稲作診断 (3) 1・2次枝梗上の分化穎花数, 穂長・実穂長および粒着密度. 日作紀 40:101—108.
- 丸山幸夫・柊木信幸・田嶋公一 1988. 日本稲およびインド稲の窒素に対する生育反応. 第1報 窒素施肥によるわら重と穎花数の増加の品種間差異. 日作紀 57:470—475.
- 松葉捷也・植田幸・森田敏 1990. イネF1雑種の穂の着粒構造の特性解析. 日作紀 59(別2):13—14.
- 松葉捷也 1991. イネの穂の着粒構造の分析およびその形成機構論. 中国農研報 9:11—58.
- 松尾喜義・小林廣美 1989. 水稻品種の一穂粒数分布から見た穎花生産特性の比較. 第1報 多収性外国稲と日本稲における1穂粒数におよぼす1株植付苗数の影響. 日作紀 58(別2):19—20.
- 松島省三・真中多喜夫 1956. 水稻幼穂の發育経過とその診断—全茎を対象とした幼穂の發育経過とその基準及び各發育段階の特徴—. 農業技術協会, 東京. 1—57.
- 松島省三 1957. 水稻収量の成立と予察に関する作物学的研究. 農技研報 A5:1—271.
- 松島省三 1959. 稲作の理論と技術. 養賢堂, 東京. 1—302.
- 松島省三 1973. 稲作の改善と技術. 養賢堂, 東京. 1—393.
- 松島省三 1990. 収量構成要素からみた多収性の生理. 松尾孝嶺ら編, 稲作大成 生理編. 農山漁村文化協会, 東京. 583—603.
- 松島省三・真中多喜夫 1962. 穂相の診断. 戸荏義次・天辰克己編, 最新稲作診断法下巻. 農業技術協会, 東京. 55—71.
- Mohapatra, P.K., D. Aspinall and C.F. Jenner 1983. Differential effects of temperature on floral development and sucrose content of the shoot apex of wheat. Aust. J. Plant Physiol. 10:1—7.
- Mohapatra, P.K. and S.K. Sahu 1991. Heterogeneity of primary branch development and spikelet survival in rice panicle in relation to assimilate of primary branches. J. Exp. Bot. 42:871—879.
- 穆春生・山岸順子・根本圭介・尤宗彬 2000. イネ品種の止葉分化期および幼穂分化期における

- 茎頂の大きさと穂形質の関係. 日作紀 69(別2):228—229.
- 村上寛一 1960. 開花の生理生態的研究. 野口弥吉編, 開花の生理生態的研究—禾穀類, とくに水稻・麦類の幼穂形成および発育の生理生態学的研究. 養賢堂, 東京. 199—216.
- Murata, Y. and S. Matsushima 1975. Rice. In Evans, L.T. ed., Crop Physiology. Cambridge University Press, London. 73—99.
- Murayama, N. 1969. Nitrogen nutrition of rice plant. JARQ 3:1—5.
- 村山登 1982. 収穫漸減法則の克服. 養賢堂, 東京. 36—63.
- 長井保・松下栄二 1963. 異なる土壌温度における水稻根の生理生態. 日作紀 31:385—392.
- 長田健二・福田善通・清水博之・八木忠之・寺尾富夫 2000a. 水稻の登熟性向上に関する生理生態学的研究 (3) ササニシキとハバタキの戻し交雑自殖系統群を用いた一穂粒数と登熟性に関する遺伝子座解析. 日作紀 69(別2):134—135.
- 長田健二・福田善通・清水博之・八木忠之・寺尾富夫 2000b. 水稻の登熟性向上に関する生理生態学的研究 (4) 一穂粒数に関与する二つの遺伝子領域が登熟に差をもたらす要因. 日作紀 69(別2):136—137.
- 中村貞二・柄澤明 1995. 細胞・組織実験法. 日向康吉・羽柴輝良編, 植物生産農学実験マニュアル. ソフトサイエンス社, 東京. 15—34.
- Nemoto, K., S. Morita and T. Baba 1995. Shoot and root development in rice related to the phyllochron. Crop Sci. 35:24—29.
- 西尾隆宏・松浦庄司・高井俊之・堀江武 2000. 圃場条件下における水稻収量の支配形質の同定と計測評価. 1. 登熟の品種間差異とそれに関与する要因. 日作紀 69(別2):34—35.
- 大川泰一郎・石原邦 1992. 水稻の耐倒伏性に関与する稈の物理的性質の品種間差異. 日作紀 61:419—425.
- Opatrna, J. 1975. Histochemical investigation of dehydrogenases in shoot apices of wheat plants at different ontogenetic stages. Biol. Plant. 17:67—74.
- 折谷隆志 1990. サイトカイニン. 松尾孝嶺ら編, 稻学大成 生理編. 農山漁村文化協会, 東京. 130—137.
- 折谷隆志 1992. 新サイトカイニンの開発と利用について. 富山県立大紀要 2:106—110.
- Osada, A., H. Suge, S. Shibukawa and I. Noguchi 1973. Changes of endogenous gibberellins in rice plants as affected by growth stage and different growth conditions. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 42:41—45.

- Patel, R. and P.K. Mohapatra 1992. Regulation of spikelet development in rice by hormones. J. Exp. Bot. 43:257—262.
- Pattanaik, P.K. and P.K. Mohapatra 1988. Role of assimilates and phosphates in the control of internode elongation in tall and dwarf indica rice varieties. J. Exp. Bot. 39:1367—1380.
- Peng, S., K.G. Cassman, S.S. Virmani, J. Sheey and G.S. Khush 1999. Yield potential trends of tropical rice since the release of IR8 and the challenge of increasing rice yield potential. Crop Sci. 39:1552—1559.
- Peng, S., R.C. Laza, R.M. Visperas, A.L. Sanico, K.G. Cassman and G.S. Khush 2000. Grain yield of rice cultivars and lines developed in the Philippines since 1966. Crop Sci. 40:307—314.
- Robinson, A.E. 1976. Rates of cell division in the vegetative shoot apex of rice (*Oryza sativa* L.). Ann. Bot. 40 : 939—945.
- Robinson, A.E. and D. Vince-Prue 1976. Responses of the rice shoot apex to irradiation with red and far-red light. Planta 132:215—220.
- Sachs, R.M. 1965. Stem elongation. Annu. Rev. Plant Physiol. 16:73—96.
- 柳原均 1999. 植物の器官間コミュニケーション—サイトカイニンを介した窒素シグナルの器官間情報伝達—. 化学と生物 37:218—219.
- 柳原英樹・福田利範 1999. 日本型イネ品種における穂首維管束系と収量構成要素との関係. 育種学研究 1:77—81.
- 柳原健夫・高橋征徳・上林美保子 1982a. 水稻の穂の構造と機能に関する研究. 第3報 登熟期間中における穂重、穂重増加速度およびわら重減少速度. 日作紀 51:18—25.
- 柳原健夫・児玉憲一・上林美保子 1982b. 水稻の穂の構造と機能に関する研究 第4報 穂軸節位別二次枝梗数のちがいによる穂型の分類. 日作紀 51:26—34.
- 佐竹徹夫 1972. イネホット栽培の改良法—生育時期の揃った穂を得るために—. 日作紀 41:361—362.
- 関本均・西川章・嶺昭彦 1995. 水稻地上部の形質に対する窒素の作用とその作用におけるジベレリンの関与について. 土肥誌 66:259—263.
- Senanayake, N., R.E.L. Naylor and S.K. De Datta 1996. Effect of nitrogen fertilization on rice spikelet differentiation and survival. J. Agric. Sci., Cambridge. 127:303—309.
- Sheldrake, A.R. 1979. A hydrodynamical model of pod set in pigeonpea (*Cajanus cajan*).

- Indian J. Plant Physiol. 22:136—143.
- 清水正治 1959. 健全田及び老朽化水田に於ける水稻のVegetative shoot apex及びInflorescence apexの構造と生理. 日作紀 27:210—213.
- 清水正治 1960a. 窒素, 磷酸, 加里が水稻の幼穂分化並びに出穂期におよぼす影響. 育雑 10:52—60.
- 清水正治 1960b. 窒素, 磷酸, 加里が小麦における幼穂分化並びに発育におよぼす影響. 育雑 10:179—187.
- 清水正治 1965. 水稻の形態形成におよぼすジベレリンの影響. 第1報 生育時期別処理の影響. 日作紀 33:379—387.
- 清水正治・武岡洋治 1967. 水稻の形態形成におよぼすジベレリンの影響. 第6報 穂における維管束の分化発達におよぼす影響. 日作紀 35:105—112.
- 清水正治・武岡洋治・久野勝治 1968. イネの花序とくに小穂の形態形成について. 五島善秋編, 植物花成の制御. 養賢堂, 東京. 195—222.
- Sinclair, T.R. 1999. Options for sustaining and increasing the limiting yield-plateaus of grain crops. Proc. Int. Symp. "World Food Security", Kyoto:65-75.
- Soma, K. and K. Kuriyama 1970. Phyllotactic change in the shoot apex of *Ambrosia artemisiaefolia* var. *elatior* during ontogenesis. Bot. Mag. Tokyo 83:13—20.
- Sunderland, N. and R. Brown 1956. Distribution of growth in the apical region of the shoot of *Lupinus albus*. J. Exp. Bot. 7:127—145.
- 高橋英一・吉野実・前田正男 1980. 原色作物の要素欠乏・過剰症. 農山漁村文化協会, 東京. 1—288.
- 武田友四郎・広田修 1971. 水稻の栽植密度と子実収量との関係. 日作紀 40:381—385.
- 武田友四郎・岡三徳・縣和一 1984. 暖地における水稻品種の物質生産に関する研究. 第2報. 明治期以降の新旧品種の子実生産特性. 日作紀 53:12—22.
- 武岡洋治 1965. 水稻の小穂各器官における維管束の発生および発達について. 日作東海支部研梗 44:13—15.
- 武岡洋治 1977. 水稻における穂首節間大維管束の分化発達と一次枝梗大維管束の連絡様式. 日作紀 46:58—66.
- 武岡洋治・清水正治・和田富吉 1990. 穂. 松尾孝嶺ら編, 稲作大成 形態編. 農山漁村文化協会, 東京. 237—272.
- Taylor M., D. Francis, J. Rembur and A. Nougarede 1990. Changes to proteins in

- the shoot meristem of *Silene coeli-rosa* during the transition to flowering. *Plant Cell Physiol.* 31:1169—1176.
- 戸荏義次 1957. 作物試験の実施並びに取纏め上の注意. 戸荏義次ら編, 作物試験法. 農業技術協会, 東京. 1—16.
- 綱島不二雄 1996. わが国における環境保全型稲作の課題. 橋川潮編, 低投入稲作は可能. 富民協会, 大阪. 243—248.
- van Keulen, H. 1983. A deterministic approach to modelling of organogenesis in wheat. In Penning de Vries, F.W.T. and H.H. van Laar eds., *Simulation of plant growth and crop production*. Pudoc, Wageningen. 151—155.
- 和田源七 1969. 水稻収量成立におよぼす窒素栄養の影響—とくに出穂期以後の窒素の重要性について—. *農技研報* A16:27—167.
- Wada, G. and P.C. Sta. Cruz 1989. Varietal difference in nitrogen response of rice plants with special reference to growth duration. *Jpn. J. Crop Sci.* 58:732—739.
- Wada, G. and P.C. Sta. Cruz 1990. Nitrogen response of rice varieties with reference to nitrogen absorption at early growth stage. *Jpn. J. Crop Sci.* 59:540—547.
- 和田學 1981. 暖地水稻のVegetative Lag Phaseに関する作物学的研究—とくに窒素吸収パターンとの関連—. *九州農試報* 21:113—250.
- Xu, X.B. and B.S. Vergara 1986. Morphological changes in rice panicle development. A review of literature. *IRRI Res. Pap. Ser. No.* 117:1—13.
- 山田登 1961a. 水稻の栽植密度と収量について [1]. *農及園* 36:13—18.
- 山田登 1961b. 水稻の栽植密度と収量について [2]. *農及園* 36:311—315.
- 山田登・村田吉男・猪山純一郎 1953. 作物の呼吸作用に関する研究 (2) 水稻体各部呼吸量の發育に伴う消長. *日作紀* 21:195—196.
- 山岸順子・矢島経雄・衛藤邦男・鈴木晴雄・稲永忍 1992. イネ品種における1穂穎花数と茎葉形質および幼穂分化期の生長点付近の大きさとの関係. *日作紀* 61:568—575.
- 山岸順子・衛藤邦男・矢島経雄・鈴木晴雄・稲永忍 1994. イネ1穂穎花数に対するジベレリン (GA3) 投与効果の品種間差異. *日作紀* 63:594—600.
- 山岸順子・根本圭介・尤宗彬 1996. 幼穂分化時における日本晴とアケノホシの生長点サイズの推移. *日作紀* 65 (別2):49—50.
- 山岸順子・根本圭介・穆春生 1999. Japonica稲における穂型の多様性. *日作紀* 68 (別2):186—187.
- 山本由徳・吉田徹志・榎本哲也・吉川義一 1991. 日印交雑稲および半矮性インド稲の籾

- 数生産能率と登熟特性, 日作紀 60:365-372.
- 山崎耕宇 1963a. 水稻の葉の形態形成に関する研究, I. 葉の発育経過に関する一般的観察, 日作紀 31:371-378.
- 山崎耕宇 1963b. 水稻の葉の形態形成に関する研究, II. 葉位を異にした場合の葉の発育の相違について, 日作紀 32:81-88.
- 山崎耕宇 1963c. 水稻の葉の形態形成に関する研究, III. 一, 二の環境条件が葉の形態形成におよぼす影響, 日作紀 32:145-151.
- 山崎耕宇 1963d. 水稻の葉の形態形成に関する研究, IV. 葉の形態形成を解明する二, 三の実験, 日作紀 32:237-242.
- Yao, Y., Y. Yamamoto, Y. Wang, A. Miyazaki and J. Cai 2000. Numbers of degenerated and surviving spikelets associated with the number of differentiated spikelets among various rice cultivars. Jpn. J. Trop. Agr. 44:50-60.
- 姚友礼・山本由徳・王余龍・宮崎彰・蔡建中 2000. 水稻における退化穎花の種類と大きさ, 日作紀 69(別2):14-15.
- 矢崎仁也 1994. 植物の栄養生理, 松坂泰明・栗原淳監修, 土壌・植物栄養・環境事典, 博友社, 東京, 186-229.
- Yoshida, R. and T. Oritani 1974. Studies on nitrogen metabolism in crop plants. XIII. Effects of nitrogen top-dressing on cytokinin content in the root exudate of rice plants. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 43:47-51.
- Yoshida, S. and F.T. Parao 1976. Climatic influence on yield and yield components of lowland rice in the tropics. In Climate and Rice. IRRI, Los Banos, Philippines. 471-494.
- 吉田昌一 1986. 稲作科学の基礎, 博友社, 東京, 256-257.

Morphological and Physiological Studies on the Mechanism of Genetic and Environmental Variations in Spikelet Number in Rice

Kazuhiro Kobayasi

Summary

An increase in rice yield in warmer areas in Japan is limited by the low number of spikelets per unit area, for which a lower efficiency in spikelet production per unit plant nitrogen (N) has been considered to be the main reason. Recently, high performance in spikelet production of panicle weight type such as Takanari and New plant type (NPT) is remarkable. As a basis for breaking through the lower N efficiency and for increasing spikelet number per unit area, differentiation of spikelets and rachis-branches and their degeneration were investigated in relation to panicle branching system, plant N and carbohydrate conditions, and morphology in apical domes (ADs) in the reproductive stage. In the former part of this paper, factors associated with varietal difference in the number of differentiated spikelets per panicle were analyzed with reference to panicle weight type genotypes. In the latter part, the mechanism through which spikelet number is determined under field conditions was analyzed in relation to panicle morphogenesis and rice physiology.

Chapter 1

Morphological panicle architecture was analyzed under field conditions, using many cultivars and lines including panicle weight type recently bred (Takanari and NPT). The numbers of primary and secondary rachis-branches and spikelets per panicle were counted.

Two factors were found to be associated with determination of spikelet number per panicle: One was the number of differentiated primary rachis-branches per panicle (scale factor) which was related to panicle size, and the other was the number of differentiated secondary rachis-branches per differentiated primary rachis-branch (branching factor) which was related to panicle branching ability. The scale factor had a relatively high correlation with vegetative duration of cultivars.

Chapter 2

Relation between the apical domes (AD) size and panicle morphological characteristics was investigated on large panicle type cultivar 'Akenohoshi' grown under different N applications and photoperiods. The diameter of ADs at panicle initiation (PI) was reduced by shortened vegetative duration induced by earlier initiation of short-day treatment and by insufficient N applications. The smaller AD diameter thus induced resulted in smaller number of primary rachis-branches differentiated and the reverse was true for larger ADs. This suggests that the number of differentiated primary rachis-branches (the scale factor) is determined by the length of vegetative duration and nutrient conditions in the vegetative stage through the AD size at PI. On the other hand, any relationship was not detected between the branching factor and the morphological structure of ADs (tunica-corpus structure).

Chapter 3

Spikelet number per unit area was analyzed on the basis of its four components: panicle number per unit area, spikelet degeneration percentage and the scale and branching factors that determine the number of differentiated spikelets per panicle. Panicle number and the

scale factor was closely related to shoot N amount at the early stage of spikelet differentiation (ESD), and the branching factor to the increment in shoot N concentration from PI to ESD. Spikelet degeneration percentage was not affected by N status in rice, but was closely related to dry matter production. A multiple regression analysis showed that the number of differentiated spikelets per unit area could be explained with a high accuracy by the shoot N amount at ESD and the increment in shoot N concentration from PI to ESD.

Higher planting density increased the numbers of differentiated and surviving spikelets per unit area. The effect of dense planting was prominent in high N application at PI. Dense planting increased panicle number per unit area, but decreased the scale factor, and did not change the branching factor and spikelet degeneration percentage. The relationship between the increment in shoot N concentration from PI to ESD and branching factor was not affected by planting density.

Chapter 4

Nitrogen has been considered to be the most critical factor in promoting spikelet differentiation as described before and the role of non-structural carbohydrates (NSCs) in determining spikelet number is unclear. To reveal the effects of NSCs on the numbers of differentiated and surviving spikelets and spikelet degeneration percentage, a field experiment, using two japonica cultivars Koshihikari and Nipponbare, was conducted in which NSC content was varied by shading and thinning treatments during the early and mid-reproductive stages.

The NSC content did not give any significant effect on the numbers of differentiated spikelets and primary rachis-branches which determine the theoretical maximum number of

spikelets per panicle. On the other hand, spikelet degeneration percentage had a relatively high, negative correlation with the amount of available NSC per differentiated spikelet in both cultivars. This result suggests that spikelet degeneration is determined through competition for assimilates among differentiated spikelets. Panicle morphological architecture (scale and branching factors) was little associated with spikelet degeneration.

In conclusion, low spikelet production efficiency in warmer areas is caused by a reduction in branching factor through drop in the shoot N concentration from PI to ESD. This study suggests that four spikelet number components can be independently controlled and improved by breeding and modification of cultivation technology. The scale factor is controlled by the AD diameter which in turn is regulated by the earliness of variety, N nutrition during the vegetative stage, and planting density. The branching factor is controlled by the increment in shoot N concentration through probable hormonal regulation.

On the basis of this study, the direction of rice breeding and cultivation for increasing spikelet number and spikelet production efficiency was suggested. To develop early maturity cultivars having large panicles, the linkage between the length of the vegetative stage and AD diameter should be broken. Nitrogen application at PI increased spikelet production efficiency. Panicle weight type cultivars recently bred have stronger culms and higher lodging tolerance. Developing more appropriate methods of N application for these cultivars is also necessary for improving spikelet production efficiency.

本論文に関する公表済文献

小林和広・今木正 1997. 1穂穎花数の異なる水稻品種における穂軸節位別にみた2次枝梗と穎花の分化および退化. 日作紀 66:578-587. (第1章)

Kobayasi, K., T. Imaki and T. Horie 2001. Relation between apical dome diameter at panicle initiation and the size of panicle components in rice grown under different vegetative durations. Plant Prod. Sci. 4 (in press). (第2章)

小林和広・堀江武 1994. 水稻の穎花ならびに枝梗分化に及ぼす生殖生長期の体内窒素の影響. 日作紀 63:193-199. (第3章)

小林和広・中瀬寛子・今木正 2001. 穂首分化期の窒素追肥と栽植密度の組み合わせが水稻の面積当たり穎花数に及ぼす影響. 日作紀 70 (in press). (第3章)

Kobayasi, K., K. Yamane and T. Imaki 2001. Effects of non-structural carbohydrates on spikelet differentiation in rice. Plant Prod. Sci. 4 (in press). (第4章)